

水域ネットワーク再生に向けた魚類個体群動態予測に関する基礎的研究

著者	竹村 武士
雑誌名	農村工学研究所報告
巻	52
ページ	111-156
発行年	2013-03-15
URL	http://doi.org/10.24514/00002253

doi: 10.24514/00002253

水域ネットワーク再生に向けた魚類個体群 動態予測に関する基礎的研究

竹村武士*

* 農村基盤研究領域資源評価担当

キーワード：タモロコ，魚類個体群，ネットワーク，数理モデル，個体群動態予測

I 緒 言

1 背景

農業水路は、施設基盤としての本来機能のみならず、様々な魚類の生息場としての機能をもつ。全国各地の農業水路の生息魚類に関して、最近の知見を概観した中村（2007）は、50 種程を記載した一覧表を作成している。このように多くの魚類の生息場となる農業水路であるが、施設基盤としての本来機能の追及によるコンクリート化をはじめ、様々な要因から生息環境は概して劣化した状況にある（農村環境整備センター，1997）。2001 年より「環境との調和への配慮」を原則に位置づけている土地改良事業において、現在、農業水路における魚類生息環境の保全は重要課題の 1 つとなっている。

農業水路には、そこを利用する魚類にとって、産卵場、仔・稚魚の育成場、あるいは、生活史全てを全うする場であったり、水田と河川をつなぐ経路であったり等、各地域の実情や種固有の生活史に応じた生息場機能を果たすことが期待されるが、そうした機能に決定的な影響を与えるのがビオトープネットワークの分断である（森，2007）。農業水路における魚類生息環境の保全を考えていく上で、ネットワークの断点の解消（以下、「水域のネットワーク化」）は欠かすことができない。

水域のネットワーク化は、そのハードウェア技術という側面においては魚道の開発および機能、効果の確認等研究の着実な進展がみられる（例えば、端，1999；鈴木ら，2001；三塚ら，2006；大平ら，2006；守山ら，2008；佐藤ら，2008）。一方、その適用場面においては、魚道の施工場所や整備水準は経験的に決定され、定量的な予測に基づくという視点が欠けている。水域のネットワーク化においては、ハードウェア技術に較べてソフトウェア技術研究が立ち後れているのが現状である。今後、ハードウェア技術の成果を最大限に活用する方策を検討できるよう、ソフトウェア技術研究の充実が図られる必要がある。すなわち、森（2000a, 2000b）が意見したように、生物学的観点からの評価を踏まえ、必要度や緊急度に応じて、ハードウェア技術を導入していく必要があるが、それには、数多くの分断点を抱える水域での魚道の新設

はどの分断点から図られるのが効果的なのか等、事前の検討を可能とするソフトウェア技術が求められる。このような技術は例をみないが、対象を水域のネットワーク化に限らず、また、魚類に限らず広く見渡すならば、生物学的観点から何らかの定量的な評価を行う、幾つかの応用工学的な手法あるいは応用工学的な利用に繋がりうる手法がこれまでに開発されてきているので以下に触れておく。

生息場の定量的評価手法として広く知られるものには PHABSIM（Physical HABitat SIMulation Model）や HEP（Habitat Evaluation Procedure）がある。何れも米国魚類野生生物局（U.S. Fish and Wildlife Service）により開発された手法である（田中，2006）。これらは、対象とする場の、対象種の生息場（ハビタット、Habitat）としての適性を評価する手法で、評価の核となる部分が共通している。すなわち、環境要因の値とそれに対して与えられる適正値を、2 次元座標上の曲線で表現した SI（Suitability Index）モデルである。環境要因毎に作成された幾つかの SI モデルを、例えば乗法型の式で統合するなどしたのが HSI モデルで、この HSI モデルにより生息場適性を評価することができる（小出水，2010）。

この他、群集解析に基づく人為の影響評価指標 IBI（Index of Biotic Integrity）等も広義には定量的評価手法に位置づけてよいと思われる。Karr（1981）が提唱した IBI は、先述の PHABSIM や HEP が、環境に対する生物種の応答を予測することにより対象とする場を評価する手法であるのに対して、その場に成立している生物群集を通じて環境を測る手法である。これと同様のアプローチを採る手法には幾つかあり、水生昆虫相から河川環境を評価する平均スコア法（日本野生生物研究センター，1992；山崎ら，1996；緒方・谷田，2006）やより広義には、Shannon-Wiener 指数に代表される様々な多様性指数（伊藤・佐藤，2002）もそのような定量的評価手法に含まれるものとしてよいと考えられる。

以上に述べた手法は、生息場の質や量をいかに評価するか、あるいは、地域内でどこにどのような生物群集が成立しているかを相対評価することを主眼としており、とくに後段に述べた手法は生息種データの存在が前提と

なる。したがって、事前の検討、すなわち予測という視点に立つときその応用は難しいものとならざるを得ない。この点で、前段に述べた手法の応用が期待されるが、現在のところ、HSI モデルに類似した手法でネットワーク状態を評価する手法の提案、あるいは、観察実験から個体の遊泳規則を設けて PHABSIM に動的評価を導入する試みが始まったに過ぎない。なお、これらについては次節で再度触れる。

次に、生物学的観点からの評価を試みていく上で欠かせないと考えられるのが、数理生態学のアプローチ、すなわち数理生態モデルを利用した評価手法である。モデルには大きく分けて個体群モデルとそれ以外の競争モデル～生態系モデルに至るまでの様々なモデルがある。近年注目されている個体群存続可能性分析 PVA (Population Viability Analysis) はリスク管理に利用される手法 (例えば、三浦・堀野, 2002 ; 松田, 2007) で、前者を用いている。後者には種間の共生、競争、補食・被食関係～食物連鎖や生態系全体を表現するモデルがあるが、計算に要するパラメータも増加し、必然と複雑なモデルにならざるを得ない (例えば、寺本, 1997)。ごく最近に至るまで水田水域の淡水魚研究は活発に行われてきたとは言いが、近年に至ってようやく知見が集積されつつある段階である (例えば、水谷・森, 2009)。パラメータの増加は数理生態モデルの利用を困難にする。このため、現状では個体群モデルの利用を考えていくのが現実的である。

水域のネットワーク化を対象に、事前の検討を可能とするソフトウェア技術の開発を目指すには、数理モデル、中でも個体群モデルの利用が現実的である。個体群モデルには、大きく分けて、繁殖率や生残率の行列表現を用いて個体群全体の時間的な個体数推移 (以下、「個体群動態」) を計算する行列モデル (Matrix Model)、個体ごとの振る舞いの総体として個体群動態を計算する個体ベースモデル (Individual Based Model: IBM) がある。この個体の振る舞いの一つとして遡上や降下といった個体の移動に関する知見が盛り込まれた個体群モデルを開発することができれば、それはネットワーク化の事前検討を可能とするソフトウェア技術開発における大きな礎となるものと考えられる。

2 既往研究

前節に述べたように、水域のネットワーク化において、事前の検討を可能とするソフトウェア技術の開発研究は例をみない。敢えて挙げるならば VORTEX 等 PVA ソフトウェアが挙げられようが、それについては本研究における開発モデルの特長を浮かび上がらせるため、第Ⅴ章で対比しつつ触れることとし、ここでは、主として個体の移動に関連する既往研究を、「移動」の概念と合わせて整理していくこととしたい。「移動」の概念整理には、海外の研究例に触れておかななくてはならないので、本節では、まず、第 a 項で海外等水田水域以外における移動研

究を整理し、その後第 b 項で移動研究を中心とする水田水域の魚類研究を整理していこう。

a 水田水域以外における移動研究

(1) 移動の概念

移動については、海外に多くの研究例をみることがができる。Minns(1995)は、魚類の Home range (後述) の規模を体サイズで表すアロメトリー式を検討する中で、様々な魚種を対象に行われた数多くの移動調査研究の成果を用いている。ここで、「移動」の概念を整理するためにも、まず、Home range を補足しよう。Home range の対訳は行動圏で、生物学的には「動物がふつうに行動する範囲。移動・分散中の空間は含めない。また、他の個体との関係や他個体に対して防衛するかどうかを問わない」と定義される (八杉ら, 1996a)。この定義は、Home range および Territory の概念を整理した、Burt (1943) にほぼ一致するが、Burt のそれは元々哺乳類を対象に述べられたものである。魚類生態学に Home range の概念を持ち込んだ Gerking (1959) は、「Home range is the area over which an animal normally travels (Hayne, 1949).」としているが、Hayne のそれは、Burt (1943) を引用する際、文末におかれていた「in search of food.」を除いてしまったものに他ならない。

Gerking (1959) は、Newman (1956)、Funk (1957)、Bardach (1958)、Miller (1957)、Williams (1957) を例に、いくつかの魚種が Home range をもつことが立証されたとした。こうした研究の多くは、ある区域で 2 回以上標識個体が採捕されたならば、かなりの期間その個体があるにいらしいという仮説によっている (Gerking, 1959)。Funk (1957) は 846 編もの標識採捕報告から 14 魚種の移動パターンを分析し、各種には定住型 (sedentary) と移動型 (mobile) のグループがあると報告している。Gerking (1959) は、「stray」の表記を用いているが、Funk (1957) の移動型個体に相当するとみて良い。Gerking (1959) は移動型個体の存在、破壊されたエリアの再生や分布における彼らの重要性は疑いようがないとした。なお、Gerking (1959) は移動型個体がおよそ全体の 1/3～0 としている。

次に、先述のように Home range (以下、「行動圏」) には含めない、とされた移動・分散についてである。Begon et al. (2003) は移住と分散を解説した。移住の言い換えには、移出入、移動、渡り、回遊などがあるとし、相当する英語には「migration」を当て、分散には散布、「dispersal」を当てた。そして、移住はある種がある場所から他の場所へと集団で方向性を持って移動するという意味で、分散は個体が他個体から離れて広がっていく意味で用いられることが多いとした。また、個体レベルでは移住と分散の間にはっきりした区別のないこと、その一方で、それらがもたらす効果が異なることを述べている。その違いは、分散が文字通り集団の空間分布上の広がりにつながる効果をもつことにありと要約できる。

先述のように移住を移動で言い換え、また、魚類を対象に、実際に実行し得る調査を想定すると、多くの場合、必然と、移動と分散の境界は曖昧なものにならざるを得ない。対象を農業水路の魚類に限れば、観察値を得ること自体に困難を伴い、一般には移動・分散と行動圏の区別も困難と考えられる。定義どおりにそれらを求めるには、発信器を取り付けるなどして、個体の行動を時間的、空間的に追跡したデータを、個体群全体を表すと考え得る程豊富に、かつ、長期に渡って得ることが必要となるためである。近年では、日本バイオリギング研究会(2009)に紹介されるように、発信器を含む、各種のロガー類を個体に取り付ける手法、すなわちバイオリギングを用いて様々な動物の行動解析が行われているが、概して機器類は大きく、小型化の進んできた現在においてもなお大きさ数 cm の小型の魚類に適用し、データを回収することは極めて困難である。では、前述した Minns(1995)が行動圏を示すアロメトリー式の検討に用いた数多くの移動調査はどのように実施されたのかを次目でみていこう。

(2) 海外における移動研究

Minns(1995)はハビタットを止水域と流水域で区分し、止水域では行動圏が流水域に較べて数十倍大きいと報告している。農業水路は流水域であるので、ここでは、Minnsが流水域での行動圏の検討に用いた計20編の研究(以下、「Minnsの引用研究」)をみていく。Minnsの引用研究は全体で約20種をカバーする。このうち、調査手法に発信器を用いたのはマスキーパイク *Esox masquinongy* という大型魚類を対象とした Crossman(1977)、コクチバス *Micropterus dolomieu* を対象とした Hubert(1981)、アメリカウナギ *Anguilla rostrata* を対象とした Helfman et al.(1983)の3編のみである。Minnsの引用研究20編は1936~1993年の間に発表され、Helfman et al.(1983)以降も12編が発表されていることから、単に技術的な理由によるものではないと推察される。

先に挙げた3編がデータを得た期間は、5~47日と多少幅があるものの比較的短期間である。それに対し、他の17編の調査期間は、Bozeman et al.(1985)がわずか6日間、Mundahl and Ingersoll(1989)と Greenberg and Holtzman(1987)が約1ヶ月間であるのを除けば、4ヶ月間(Hesthagen, 1990)~3年間(Miller, 1957; Bachman, 1984)に及び、全体では1年程のものが多く。これら17編の調査手法は様々で、電気ショッカーによるものが9編(例えば、Gunning and Shoop, 1962)、引き網によるものが3編(例えば、Mundahl and Ingersoll, 1989)、潜水目視、潜水採捕、釣り、トラップ、目視によるものが各1編(例えば、Bachman, 1984)であるが、単一の手法によらない併用例(例えば、Saunders and Gee, 1964)もある。また、標識方法も様々であるが、ヒレ切除(例えば、Gunning, 1963)またはタグ(例えば、Bozeman et al., 1985)によるものが多く、再採捕等での確認個体に関する識別可能なレベルも区間(例えば、Mundahl and Ingersoll, 1989)

や放流日(例えば、Gunning and Shoop, 1963)あるいは個体そのもの(例えば、Downhower et al., 1990)と様々である。

Minnsの引用研究のうち行動圏に関する記述で重要と思われるものを以下に整理する。

Hill and Grossman(1987)は、ある個体が生涯の中で普通に移動する直線状の距離を行動圏とし、その規模評価に Logan(1963)の方法を用いた。Loganの方法とは、複数回の再採捕を要さず、標識放流区間の区間長と再採捕区間の区間長およびそれらに挟まれる区間の総延長の合計を行動圏とする方法で、標識放流区間で再採捕された場合には標識放流区間の区間長を行動圏とする。そして、各個体の行動圏から平均を求めて種の行動圏とする(Hill and Grossman, 1987)。ここに、Burt(1943)が与えた元来の行動圏の定義からの拡大解釈が認められる。

Gunning and Shoop(1963)はブルーギル属の2種 *Lepomis m. megalotis* (Rafinesque)、*Lepomis m. macrochirus* Rafinesque を対象に、標識放流後の期間が長くなるにつれて個体が散在する傾向があったこと、行動圏には時間的考慮が必要であること、時間が過ぎる程再採捕個体数が減少し、長期間の行動圏への定住を明らかにすることが難しいことなどを述べている。

一方、Mundahl and Ingersoll(1989)は、Gunning and Shoop(1963)や Berra and Gunning(1972)等を引用しながら、多くの場合長期間(最大48ヶ月間)でも短期間(1~5ヶ月間)でも行動圏の規模はほとんど変わらないとしている。このことは、前段のGunning and Shoopの記述と対照的である。このほか Mundahl and Ingersoll(1989)は彼らの対象魚が広い地理的分布をもつ重要種であるにもかかわらず移動や行動圏に関する定量的な情報が不足していることを訴えている。その状況は我が国の農業水路に生息する魚類にも多くの場合そのまま当てはまるものといえる。

Rinne(1982)は、放流個体の拡散に対する管理者の関心の高さから(例えば、Moring and Buchanan, 1978)、サケ・マス類を中心に広く行動圏の報告があると述べている。この状況も程度の差こそあれ、我が国の魚類生態研究が水産有用種を対象に進んできたことを考慮すれば、我が国でも同様と考えられる。その状況を把握するため、次目ではいくつかのキーワードによる文献検索の結果をたどりながら我が国における移動研究をみていこう。

(3) 我が国における移動研究

ここでは、AFFRIT データベース統合検索(以下、「検索システム」)による文献検索結果を中心に、我が国における移動研究をみていく。検索システムは農林水産研究情報総合センターが提供する、CiNii、J-STAGE、JASI、NDL 雑誌記事索引の各国内データベースを統合検索するシステムである。

「行動圏」をキーワードに検索システムで文献検索すると531件の文献情報(ただし、文献の重複(1件の文

献が複数件として出力される場合を指す) あり) が得られる (2011 年 1 月 31 日現在)。しかし、その多くは哺乳類や鳥類に関するもので、魚類は僅か 7 件 (重複なし) である。そのうち 4 件が海水魚、3 件が淡水魚を対象とする。イワナおよびヤマメの稚魚を対象とする後者の 1 件 (上野ら, 2009) を前者に加えた計 5 件が、水産業に関心のもたれる種を対象としたものといえる。

上述の 531 件のうち最古の文献は 1952 年に発表されているが、それはヒトを対象とし (太田, 1952)、ヒト以外では 1957 年のカイネコ (飼い猫) を対象とした坂上ら (1957)、魚類ではホンベラ *Halichoeres tenuispinis* (Günther) を対象とした中園 (1972) が各々最古の文献である。それぞれ、行動圏を定義した Burt (1943)、その概念を魚類生態学に持ち込んだ Gerking (1959) に遅れることおよそ 10 年である。しかし、未だその件数が少ないことから、我が国の、とくに淡水魚研究における行動圏への関心は極めて低い状態が長く続いてきたと考えられる。

そうした中ではあるが、近年関心が高まりつつあることも 1 つの事実と考えられる。上述の淡水魚を対象とした 3 件のうち残る 2 件は次のようである。1 件目は佐川ら (2004) で、ダム運用前後のモニタリングから、河川の物理環境と魚類および底生動物への影響を評価する評価デザインを検討する中で魚類相構成種の生活史特性に触れ、そこで「行動圏」を用いている。行動圏自体を調査目的あるいは検討対象としたものではないが、そこに用いられている行動圏が、元来の行動圏とは異なり migration を含む広義の意味で用いられていることが注目される。2 件目は傳田ら (2009) で、ATS (Advanced Telemetry System: 魚類自動追跡システム) の開発研究である。その実証試験において河道幅約 100m の河川内でニゴイ *Hemibarbus labeo barbus* の行動を約半年に渡って追跡し、出水時の利用空間や水理特性などを分析している。問題意識の根底には PHABSIM のような生息場評価における魚類の行動状態の加味があり、調査方法の発展を目指したものだといえる。

検索範囲を「タイトル」、キーワードを「標識」と「移動」、論理式を「and」として検索すると計 104 件 (文献の重複あり) の文献情報が得られる (2011 年 2 月 1 日現在)。うち、魚類を対象とするものが 48 件 (文献の重複なし) であるが、淡水魚類を対象とするものは山根 (2009) の 1 件のみである。山根 (2009) は、ニゴロブナ *Carassius carassius grandoculis*、ゲンゴロウブナ *Carassius cuvieri* を対象に琵琶湖内での季節的な移動を超音波テレメトリーにより調査し、繁殖期の主たる滞在場所としてのエコトーンの選択の利用可能性について言及している。その引用文献から、同手法によりニゴロブナの季節的な回遊や日周移動を調査した米山ら (2008) を辿ることができ、検索システムではその情報は得られていない。検索結果は 1 つの物差しとはなるものの万全ではないことが分かる。

キーワードの「移動」を「行動」に変更し、他項目はそのままとして検索すると計 57 件の文献情報が得られる (2011 年 2 月 1 日現在)。魚類に関連するものは計 17 件、淡水魚類に限れば 2 件である。1 件は先にも述べた上野ら (2009)、もう 1 件は中性子放射化分析による標識の利用可能性を検討したもので (道端・堀, 1980)、本研究との関連性は全くない。

さらに、キーワードを「魚類」および「移動」に変更すると計 56 件の文献情報が得られる (2011 年 2 月 2 日現在)。そこには、種の確認記録、魚体内の生理機構や薬剤感受性等に関連するものがおよそ半数程含まれ、魚類そのものの分布、特定の構造物への蟄集や行動生態に関連するものが 27 件ある。うち、1 件は本研究第 IV 章の構成論文であるので割愛する。残る 26 件のうち守山ら (2003)、西田ら (2006)、高橋ら (2009)、皆川ら (2009; 2010) の計 5 件が水田水域の魚類に関連する既往研究であるが、先述のように水田水域の魚類研究については次項で改めて整理することとし、以下では残る 21 件を整理していこう。それらは大きく分類すると、海水魚類に関連するものが 9 件、淡水魚類に関連するものが 8 件、分類困難なもの 4 件である。

海水魚関連には、魚礁の構造とそこに蟄集する魚種の関連性等の調査例 (山内ら, 2009; 伊藤ら, 2009)、藻場における魚類相やその食性の調査例 (Kamimura and Shoji, 2009; 櫻井ら, 2009)、底魚類等の日周性鉛直移動や成長に伴う移動の調査例 (堀川ら, 1991; Ozawa et al., 1977; 最首・小島, 1962)、カタクチイワシ属 *Engraulis* spp. とマイワシ属 *Sardinops* spp. の資源変動からみた魚種交替過程に関する仮説の提案 (高須賀, 2009) 等の研究があるが、中でも青木 (2009) が数理生態学的アプローチによる研究として特筆できる。なお、青木 (2009) および高須賀 (2009) は彼らの一連の研究を振り返ったダイジェスト版と呼ぶべき要旨である。

ここで、検索結果から逸脱するところを含むが、本節で触れるとしていた (第 1 節「背景」) ことについて、青木 (2009) とともに整理しよう。青木 (2009) は魚群行動の個体ベースのモデル化を行い、シミュレーションにより群れの秩序と統一のとれた動きのメカニズムを解明した。青木 (2009) によれば、一連の研究 (Aoki, 1980; 1982) は工学分野の関心を引き、魚道の設計などにも応用研究された、とされる。しかし、それら論文タイトルをキーワードに検索しても、それらしき魚道の関連研究は見つからない。相当するものを推察する限り、石川・白井 (2000)、石川 (2002) を指すと考えられる。それらはウグイ *Tribolodon hakonensis* を対象に、前者は魚群行動の基本的な行動規則の定量的把握、後者はより実践的に実河川を想定、魚群行動のシミュレーションを行った例で、PHABSIM への応用、すなわち動的評価の導入という視点から行われた研究である (石川・白井, 2000)。米国ではこれと同様の視点からブラウントラウト *Salmo*

trutta とニジマス *Oncorhynchus mykiss* を対象に、分割された幾つかの場 (cell) の間での個体の移動を考慮した PHABSIM 応用モデルが考案されてきている (Van Winkle et al., 1998)。このほか、参考情報であるが、両側回遊型甲殻類を指標として HSI モデルに類似する手法でネットワーク状態を評価する手法が中田ら (2009) により提案されている。SI モデルに相当する、横断構造物上の流速や水深に対する MI (Migration Index) モデルから、HSI モデルに相当する CMI (Composite Migration Index) モデルをつくり、ネットワーク状態を評価しようという試みである。しかし、何れの研究も分断箇所の再接続による魚類個体群再生を考慮可能とするものではない。

次に淡水魚類に関連する 8 件および分類困難とした 4 件をみていこう。

前者は、河川内における魚類分布の調査例 (永沢ら, 2009; 長谷川・前川, 2009)、九州北東部におけるシマドジョウ属 *genus Cobitis* の分布を形態学的、遺伝学的にみた例 (北川ら, 2009)、寄生虫を標識の代替として河川と実験用小河川間の魚の移動を考察した例 (浦部・萱場, 2002; 浦部, 2003)、窒素・炭素安定同位体比により河川-琵琶湖間のトウヨシノボリ *Rhinogobius* sp.(the orange form) の移動を考察した例 (丸山ら, 2001)、大型トラップと蛍光色素によるサクラマス *Oncorhynchus masou masou* 標識個体で河川内での移動の活発化と水温の関係を考察した例 (宮腰ら, 2007)、取水堰周辺の河床変動の実態調査から魚類の移動に対する影響を考察した例 (常住ら, 2009) である。魚体に標識してその移動を実証的に調査したのは宮腰ら (2007) のみで、また、数理生態学的アプローチによる研究はみられない。

後者の 4 件は、1992 年度日本魚類学会シンポジウム「魚類の移動と回遊」の会記、水温や海水中の酸素とボラ属の移動に関する海外文献の抄録 (2 件)、電気ショックに対する魚類の反応に関する報文である。会記を除き関連性は低い。ただし、会記に示された内容は概ねここまで整理してきた方向での研究について述べられたものであるので割愛する。

b 水田水域における移動研究

ここでは農業水路等水田水域の淡水魚類の移動に関連する研究を幅広く簡単に整理しよう。そもそもいくつかの淡水魚類については水田やその周囲の小溝で産卵することが知られており (例えば、中村, 1969; 宮地ら, 1976)、斎藤 (1984) はそのような場所が水路の魚類群集にとって重要であることを指摘し、また、端 (1985) は農業用水の連絡系統における分断点の問題を指摘、連続性への配慮の必要性について言及した。そしてその重要性は、斎藤ら (1988)、湯浅・土肥 (1989) の実施した、そうした場所と水路の間、とくに恒久的水域と一時的水域の間での移動研究 (本節ではとくに標識等を用いて直接移動を確認した研究を指すものとする) によって裏付けられた。およそこの頃までが移動生態等の知見の積み

上げられ始めた、水田水域における魚類研究の黎明期と捉えられる。

その後、同研究分野の進展に大きく影響を与える社会的出来事が相次ぐ。すなわち、1992 年のリオ・サミット、1999 年の食料・農業・農村基本法の制定、2001 年の土地改良法改正などである。これらを追い風に同研究分野は発展期を迎え、現在もその途上にあるといえる。

現在同分野における研究は調査や実験および結果の分析や評価の方法だけでも多種多様である。以下では、まず、移動の関連研究として 2000 年前後から盛んとなる生息分布や水域間の接続点における遡上・降下確認等の研究、次に移動を担保するハードウェア技術研究、最後に移動研究について順に述べていこう。各々前述のように多種多様な調査、実験、分析、評価が行われているため、やや列举的整理とならざるを得ないが、そこには水域のネットワーク化の事前検討を可能とするソフトウェア技術研究が欠けていることがよく分かる。

まず、生息分布や水域間の接続点等における遡上・降下確認の研究である。生息分布については藤咲ら (1999)、片野ら (2001)、柿野ら (2006a; 2006b; 2009) 等が、水域間の接続点等における遡上・降下確認については杉原ら (2001)、中村・尾田 (2003)、杉原・水谷 (2006)、皆川ら (2006)、皆川・千賀 (2007)、満尾ら (2008)、皆川ら (2009)、満尾ら (2010) 等が挙げられる。ごく簡単にまとめるならば、これらは生息環境と種や個体の分布、河川や人工池といった各水域が魚類生息に果たす役割、水田の構造や水管理方法によりもたらされる影響などを論じたものといえる。

移動を担保するハードウェア技術研究については、端 (1999; 2000a; 2000b)、水谷 (2000)、鈴木ら (2001) の実施した水田魚道の開発、すなわち、水田と水路の間の移動を保証できるよう、それらの間に設置する小規模魚道の開発研究が特筆される。そして、その後もハードウェア技術研究が着実な進展をみせてきているのは前節にも述べてきたとおりである。

最後に移動研究については、田中 (1999)、竹村ら (2004; 2006)、鈴木ら (2004)、佐原ら (2005)、西田ら (2006)、守山ら (2007; 2008)、満尾ら (2007)、皆川ら (2010)、広田ら (2010) が挙げられる。各々は調査地や対象種、調査方法等が異なり、また、得られた知見も様々であるが、特筆されるのは a 項 (1) 目にも触れた定住型個体と移動型個体の存在についての指摘 (西田ら, 2006; 守山ら, 2008) が行われたことである。このことは国内河川におけるイワナの移動研究においても同様の指摘がなされており (Nakamura et al., 2002)、その知見 (Funk, 1957) が国内外に広く共通していることを示唆する。

本節では魚類の移動に関連する研究を中心に整理してきたが、既に述べたように水域のネットワーク化の事前評価を可能とするようなソフトウェア技術研究は欠けている。その一方、実証的な調査、研究によって移動を含

めた生態に関する知見が蓄積されつつあることも分かる。

3 目的

本研究では、個体の移動を考慮した個体群モデル（以下、「ネットワークモデル」）を開発し、ハビタット間の距離・位置関係や連続性等の各要素が個体群再生に与える影響を分析する。以上を通じて、水域のネットワーク化の事前検討を可能とするソフトウェア技術開発に貢献することを大目的とする。なお、連続性とは、この場合あるハビタットと隣接するハビタットの間における移動のし易さを意味し、ネットワーク化の行われる箇所においては、魚道における遡上あるいは降下のし易さを意味するものとする。

上記の大目的達成のため、以下の事項を小目的とする。

①魚類群集構造およびネットワーク状態等環境との関連性を踏まえて対象種を選定することで、対象種の選定根拠を明確化する。

②対象種の水路内における移動を表現する数理モデル（以下、「移動モデル」）を開発し、移動モデルをサブモデルとするネットワークモデルを開発する。

③既往知見と調査データの最大限の活用により、ネットワークモデルに要する個体群生態学的パラメータに設定根拠を付与する。

④ネットワークモデルによる複数のネットワーク化シナリオ下におけるシミュレーションおよび個体群生態学的パラメータの設定値等計算条件がもたらす影響の感度分析を実行する。

以上により、水域のネットワーク化の事前検討を可能とするソフトウェア技術開発に貢献する。

4 構成

本研究は5つの章から構成される。各章の内容は次のとおりである。

第Ⅰ章では、研究の背景、既往の研究、研究の目的について述べてきた。

第Ⅱ章では、複数の群集解析手法を魚類調査データに適用し、種の群集構造に対する指標性を論じる。指標性が高いと考え得る種を抽出し、水域の連続性をはじめとする環境に対する指標性を論じる。

第Ⅲ章では、対象種の移動調査データを比較対象とした移動モデルの開発について述べる。移動データの取得の困難さは本章第2節「既往研究」に述べたとおりで、時間的に離散せざるを得ないデータ特性を利用し、データの一部を比較対象に、一部をモデルの検証対象に用いることで時間的考慮を行った移動モデルの開発について述べる。

第Ⅳ章では、必要とされる個体群生態学的パラメータの設定値の検討過程を述べたのち、移動モデルをサブモデルとする、ネットワークモデルの開発について述べる。そして、ネットワークモデルによる、複数のネットワー

ク化シナリオ下におけるシミュレーションおよび感度分析について述べる。

第Ⅴ章では、生態系復元等の社会的要請に寄与していくために、ネットワークモデルの特長、利用と今後の展望および課題について総括的に論じる。

なお、本論文は、東京農工大学大学院連合農学研究科学位審査論文であることを付記する。

5 留意事項

ここに開発するネットワークモデルは萌芽段階にあり用いた各種パラメータは現段階で利用可能な知見や結果に基づいている。それらには対象地等の固有性も含まれていると推察される。第Ⅴ章に課題を述べたが、ここで予めネットワーク化の事前・事後を挟む長期的モニタリングによる検証や順応的管理の理念に則り適宜修正を行う姿勢の重要性を強調しておく。

Ⅱ 対象種の選定とその位置づけ

1 はじめに

前章に述べたとおり、様々な魚類の生息場となる農業水路であるが、生息環境は概して劣化した状況にある（農村環境整備センター，1997）。環境との調和への配慮を原則とする土地改良事業において、農業水路における魚類生息環境の保全は重要課題の1つとなっている。

農業水路の環境はそれ自身多様で、例えば、一時的水域の場合もあれば恒久的水域の場合もあるし、用排兼用の場合もあれば用排分離の場合もある。また、それぞれに生息する魚類相も、生物地理的に複雑な淡水魚類相（渡辺ら，2006）や河川形態に影響（水野，1993）を受けた周辺河川の魚類分布などを背景に様々なものとなる。水路環境、生息魚類とも、地域的な振れ幅が大きく（端，1987）、保全のためには各々の実情や地域ごとの特異性（中村，2007）に合わせた配慮が求められる。

このように多様な農業水路の環境や生息魚類の保全を考えていく上で、生息環境などに指標性を示す種を頼りにモニタリングや対策を講じていくことが考えられる。実際、指標種を用いたモニタリングが行われており、例えば、環境省の身近な生きもの調査（環境指標種調査）や水生昆虫から河川環境を評価する平均スコア法などの例を挙げることができる（日本野生生物研究センター，1992；山崎ら，1996；緒方・谷田，2006）。

指標種は、生物学的には環境条件に対してごく狭い幅の要求をもつ生物種で、環境条件をよく示しうる種と定義される（八杉ら，1996b）。しかし、農業水路の生息魚類についての環境条件との応答関係は、知見が積み上げられつつある段階で（例えば、平松ら，2003；小出水ら，2005a；奥島ら，2007；水谷ら，2010）、指標種の選定やそれを環境の尺度とする利用は現状では困難である。

このような現状において、群集データを基に、ある種

と他の種の同所的な出現傾向（以下、「出現傾向」）を分析し、ある種の出現が意味する群集に対する指標性を、さらには、そうした種の出現が意味する環境に対する指標性を探求していくことは、将来における指標種の選定やその利用に資すると考えられる。しかし、農業水路におけるそのような魚類群集データの解析例は Katano et al. (2003) 以外に例をみない。Katano et al. (2003) は長野県上田市周辺の現地調査からタモロコ *Gnathopogon elongatus elongatus* がもつ群集の豊富さを示す指標性を指摘している。しかし、異なる地区でも同様の分析結果を得るのか、また、異なる分析方法を用いた場合、どのような結果が導かれるのか、検討すべき要素は多い。

本章では、千葉県谷津田域における現地調査結果を解析対象に、まず、3つの群集解析方法（正準相関分析、TWINSPAN および多次元尺度法）で出現傾向と群集に対する指標性を分析する。そして、注目される種を抽出後、その種の環境に対する指標性を分析する。以上の分析結果を踏まえて、本研究における対象種を選定する。

2 解析対象データ

a 解析対象データの取得

解析対象データは、千葉県大栄町（現成田市）の下田川流域で実施した水路形態調査および物理環境・魚類の定点（以下、「調査地点」）調査（小出水ら, 2005b）による取得データである。

下田川（以下、「本川」）は、利根川の2次支川で流程は約 5.1km、面積約 10.4km² の流域には北総台地に樹枝状に入り込んだ細長い谷津が数多く存在する（大栄町史編さん委員会, 1997）。谷津（低地）の合計面積は約 2.4km² で、その多くが水田に利用されるが、谷頭や支谷には休耕田や耕作放棄地も少なくない。谷壁には総じて斜面林が広がり台地上は畑地や宅地となっている（合計面積約 8.0km²）。水田で囲まれた本川には長短含めて計 49 本（各

延長は 31~3,468m）の支川（排水路）が合流する（小出水ら, 2005b）。谷津を流下する支川は谷壁沿いを流れたり谷津中央部を流れたり様々である。

同流域において、水路形態調査（2002 年 5~6 月）の結果を基に、本川を除く支川全体で計 140 の調査地点を設け、2002 年 7 月~2004 年 6 月の間、毎月 1 回（計 24 回）、小出水ら（2004）の方法で、次のように物理環境・魚類の調査（以下、「各月調査」）を実施した。すなわち、物理環境調査では、水深、水面幅等を各調査地点の代表横断面（1 断面）で計測し、魚類調査では、調査地点周辺の延長約 5m 区間において電気ショッカー（SMITH-ROOT 社製 12B 型）とタモ網（間口 40cm、目合 2mm）による採捕を実施した。採捕した魚類は種、個体数および調査の効率化のため全長（5mm 単位）を記録後、その場に放流した。なお、流速は、現場での作業効率を優先し、0~10cm/sec、10~20cm/sec、20~30cm/sec、30cm/sec 以上の 4 段階で記録した。

解析では、以上の調査結果のうち、複数の調査地点が設けられた、同流域における主要支川（以下、「水路」）と位置づけられる延長 300m 以上の 13 本の水路を対象とする（Fig. 1）。このとき、各水路の調査地点数は 4~29 点で、計 122 点である。各水路は土水路または 2 面張コンクリート水路で（詳細は後述の Table 3 参照）、冬季にも水は涸れず水理条件は通年で安定している（小出水ら, 2005b）。

b 解析対象データの概要

各月調査、調査地点を全てプールしたときの採捕結果（延べ個体数）を Table 1 に示す。表をみると、計 13 種が採捕されているが、組成には大きな偏りがみられる。ドジョウは総個体数の約 3/4 を占め、また、ほぼ全ての調査地点で出現し、本流域における優占種となっている。次いで、メダカが総個体数の 1 割強を占める。このほか、スナヤツメ、タモロコ、ギンブナ、ホトケドジョウ、ト

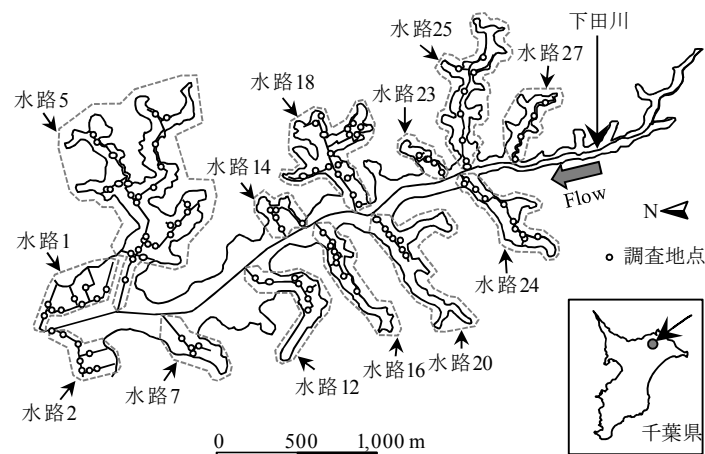


Fig.1 下田川流域における主要水路および主要水路に配置された調査地点（小出水ら（2005b）を改変）

Main canals in the Shitada-gawa River basin and observation points set in main canals (modified from Koizumi et al. (2005b))

Table 1 解析対象データにおける魚類採捕結果 (2002 年 7 月～2004 年 6 月)
Overview of captured fishes data for analysis (pooled monthly surveys from July 2002 to June 2004)

種	出現地点数	出現水路数	延べ個体数		計
			TL \geq 5cm	TL< 5cm	
スナヤツメ <i>Lethenteron reissneri</i>	8	2	336 (4.8)	211 (1.8)	547 (2.9)
オイカワ <i>Zacco platypus</i>	1	1	4 (0.1)	3 (0.0)	7 (0.0)
ウグイ <i>Tribolodon hakonensis</i>	1	1	5 (0.1)	0 (0.0)	5 (0.0)
タモロコ <i>Gnathopogon elongatus elongatus</i>	44	7	262 (3.7)	542 (4.7)	804 (4.3)
モツゴ <i>Pseudorasbora parva</i>	6	3	12 (0.2)	11 (0.2)	23 (0.2)
ギンブナ <i>Carassius auratus langsdorfii</i>	21	5	105 (1.5)	77 (0.7)	182 (1.0)
ヤリタナゴ <i>Tanakia lanceolata</i>	1	1	0 (0.0)	1 (0.0)	1 (0.0)
ドジョウ <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	114	13	6,105 (86.4)	7,591 (65.9)	13,696 (73.7)
ホトケドジョウ <i>Lefua echigonia</i>	39	10	151 (2.1)	614 (5.3)	765 (4.1)
メダカ <i>Oryzias latipes</i>	16	3	0 (0.0)	2,409 (20.9)	2,409 (13.0)
ボラ <i>Mugil cephalus cephalus</i>	2	1	1 (0.0)	1 (0.0)	2 (0.0)
オオクチバス <i>Micropterus salmoides</i>	1	1	3 (0.0)	0 (0.0)	3 (0.0)
トウヨシノボリ <i>Rhinogobius sp.OR</i>	21	4	76 (1.1)	55 (0.5)	131 (0.8)
計			7,060 (100.0)	11,515 (100.0)	18,575 (100.0)

*括弧内数字は各階級における割合 (%) を示す。

ウヨシノボリの 5 種で合わせて総個体数の 1 割強を占める。以上 7 種で総個体数の約 99.8%が占められ、ほか 6 種は合わせても約 0.2%を占めるに過ぎない。

スナヤツメ、ホトケドジョウ、メダカは各々絶滅危惧 II 類、同 IB 類、同 II 類の指定種である (環境省, 2003)。これらの出現は、近年急速に失われつつあるそれらの生息に適した環境が本流域に残されていること、また、本流域のような谷津田域の重要性を示唆していると考えられる。

3 正準相関分析

正準相関分析は、幾つかの変量からなる変量群と変量群の関係を分析する手法で、重回帰分析はその特殊な例である (山田, 2007)。すなわち、一方の変量群が 1 変量からなる場合が重回帰分析である。Sullivan (1982) は温度や塩分濃度等の環境に関わる変量群と、Katano et al. (2003) は魚類群集に関わる変量群と、種毎の個体数からなる変量群に正準相関分析を用い、環境や多様性などを指標する種について検討した。ここでは、Katano et al. (2003) に倣い、魚類群集に関わる変量群と各魚種の個体数 (密度) からなる変量群の関係を分析する。

以下に、ここにおける分析手順および Katano et al. (2003) との間にある幾つかの相違点を述べる。なお、分析は 1 調査地点を 1 サンプルとし、case-A : 全ての各月調査をプール、case-B : かんがい期 (4～8 月) の各月調査をプール、case-C : 非かんがい期 (9～3 月) の各月調査をプールした各場合について実施した。

群集に関わる変量群 (以下、「群集側変量群」) を構成する変量は、種数、総個体数密度 (/10m²)、TL5cm 以上の個体の割合 (%) の 3 変量とした。このことは、Katano et al. (2003) が、総個体数密度でなく総個体数、バイオマスおよび森下 (1967) の β を加えた 5 変量、SL4cm 以上の個体の割合としている点で相違する。相違点の 1 点目、すなわち、個体数密度を用いたのは、データをプールする際に、各調査地点、各月調査の間の調査水面積の差を

考慮するためである。2 点目は解析対象データにはバイオマスのデータが無いこと、 β 算出に個体数データを用いる場合、各調査地点、各月調査の間の調査水面積の差を考慮できないためデータのプールができないこと、一方個体数密度データで代替して β を算出した場合、多様性の過大評価につながる恐れがあることによる。3 点目は次の通りである。Katano et al. (2003) は、中村 (1969) と宮地ら (1976) から SL4cm 未満の多くが当歳魚と考えられるとして、SL4cm を境界とするデータセットを用いた。ここでは、できるだけ Katano et al. (2003) の分析に沿うよう、SL4cm が TL5cm に相当するものとして取り扱った。なお、case-A～C とともに調査水面積と出現種数の間には相関がみられたが (スピアマンの順位相関係数は各々 0.56、0.61、0.54。何れも p 値<0.01 (無相関の検定))、調査水面積を x 、出現種数を y とした場合の回帰係数は何れも小さい (各々 0.006、0.012、0.012)。調査水面積の差を比でみると、面積比は最大でも 20 倍程なので、調査水面積の差による出現種数への影響は大きくはないと考えられた。

各魚種の個体数密度 (/10m²) からなる変量群 (以下、「魚種側変量群」) は、case-A でオイカワ、ウグイを除く 11 種、case-B でオイカワ、ウグイ、オオクチバスを除く 10 種、case-C でオイカワ、ヤリタナゴ、ボラを除く 10 種で構成される。case-A と C でのオイカワ、case-A でのウグイの除外は分析上の支障によるもので、その他は出現がなかったことによる。個体数密度には小数第 1 位で四捨五入した整数値を用いた。なお、個体数でなく個体数密度を用いた点は Katano et al. (2003) に相違するが、その理由は先述のとおりである。また、分析上の支障とは、ウグイ、オイカワの出現地点の一致等、相関係数が高く逆行列が解けないという支障である。

以下に、分析結果の読み取りに必要となる事項を説明する。正準相関分析は、各変量群から各々式(1)のように得られる正準変量の間の相関を最大とするよう構造係数を決定する (石村・アレン, 1997)。構造係数は重回帰分

析における標準偏回帰係数に類似する係数である（菅，1996）。

$$\text{正準変量} = a_1x_1 + a_2x_2 + \dots + a_px_p \quad (1)$$

ここに、 a_i は構造係数、 x_i は変量群を構成する変量である。

この手順は、最初に得られる正準変量（第1正準変量）に続いて、第1正準変量とは無相関な正準変量（第2正準変量）について繰り返すことができる（柳井，2005）。同様に第3正準変量以降を得ることも物理的には可能で、両変量群のうち変量数の少ない側の変量数と同数までの正準変量を得ることができる。ただし、正準相関係数の有意性の有無などの検討が必要である（内田ら，2003）。正準相関係数や構造係数などの分析結果の表示（第5節第a項）においては、区別のため、繰り返しの回数に基づき、第1軸、第2軸、・・・の表記を用いる。統計解析ソフトウェアには EXCEL 多変量解析 Ver.5.0（エスミ）を用いた。

4 TWINSpan および多次元尺度法

a TWINSpan

TWINSpan (two-way indicator species analysis, Hill, 1979) は、種組成の類似性に基づいて調査地点と種を同時に分類する手法で、そのアルゴリズムは、まず全体（地点および種）を2分割したのち、各サブグループをさらに2分割、という過程を繰り返し行うものである（加藤ら，2003）。TWINSpan は植物群落に用いられることが多いが（例えば、嶺田ら，2005a）、鳥類、両生類、トンボ類（例えば、加藤ら，2003；大澤ら，2003；九鬼・大窪，2005）、そして、魚類（伊藤・森本，2003；鶴飼ら，2006；巖島ら，2009）など動物群集に用いられる例も増えつつある。

利点は、調査地点と種を同時に分類できること、出現／非出現データが使用できること（嶺田ら，2005b）、一方のグループへの偏在種に注目して調査地点の分類（分割）を進める（小林，1995）ため、グループを代表する種（以下、「TWINSpan における指標種」）が特定されることなどである。

分析では、調査地点数が計122にも及び1調査地点を1サンプルとすると結果の把握と解釈が難しくなるので1本の水路を1サンプルとした。データセットは、各水路に設けられた複数調査地点のデータをプールするとともに調査地点数の差の影響を軽減するため、出現／非出現データとし、case-A～Cの各場合を分析した。Table 2 は出現／非出現データの例（case-A）である。分析には PC-ORD Ver.4.20 (MJM Software Design)を用いた。

b 多次元尺度法

多次元尺度法は、対象間の（非）類似性の程度を示す尺度が与えられたとき、対象を多次元空間内の点で示し、点間の距離が（非）類似性と最も良く一致するよう点の配置（以下、「布置」）を定める解析手法で（高根，1980）、

Table 2 出現/非出現データセットの例（case-A. TWINSpan に用いる。また、多次元尺度法のデータセットはこのような出現/非出現データから作成される）

Example of a presence-absence data set (case-A. Data sets like this are used for TWINSpan. And data sets for Multidimensional scaling are created from presence-absence data sets like this)

	スナヅメ	オオカマ	ウグイ	タモコ	モツゴ	ギンブナ	ヤリチヨ	トシヨ	ホイトシヨ	メダカ	ボウ	オオチハス	トウヨシ
水路1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0
水路2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0
水路5	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1
水路7	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
水路12	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
水路14	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
水路16	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
水路18	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
水路20	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0
水路23	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0
水路24	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
水路25	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
水路27	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0

数量化 III 類、同 IV 類も多次元尺度法の一つとされる（石村・アレン，1997）。機能的には都市間の距離データを基に地図を描くことに例えられる（Kruskal and Wish, 1978）。主に商品や景観等対象物に対する評価構造の分析（例えば、楨ら，1994）に用いられるが、哺乳類の空間分布特性に対する研究例（原科ら，1999）もみられる。

本手法の適用にあたり、分析結果を TWINSpan による分析結果と対応づけながら考察するため、データセットは次の手順で作成した。作成基のデータは各水路の出現／非出現データである（Table 2）。そして、種 A の種 B に対する非類似性を式(2)の D_{AB} で定義した。

$$D_{AB} = 1 - (N_{AB} / N_A) \quad (2)$$

ここに、 N_A は種 A の出現水路数、 N_{AB} は種 A、種 B がともに出現する水路数である。

式(2)から分かるように D_{AB} と D_{BA} は等しいわけではない。このような非対称データに対する多次元尺度法として、ここでは非対称多次元尺度法（ALSCAL、非計量）を用いた。分析対象は、TWINSpan の分析結果を受けて（後述）、各月調査全てをプールした case-A のみとし、統計解析ソフトウェアには SPSS Ver.15.0J を用いた。

c 水路環境

本節第 a 項に述べたように、TWINSpan における指標種は分類されたグループ（水路の分類）を代表する。それら指標種の出現／非出現は、水路の環境に影響を受けており、結果として水路の分類が得られるものと期待される。そこで、それらの出現／非出現水路の間に、水路環境の差がみられるのかを検討した。その際、TWINSpan による分類の視点に合わせて、水路環境は巨視的にみることとし、1本の水路を1サンプルと捉えるものとした。

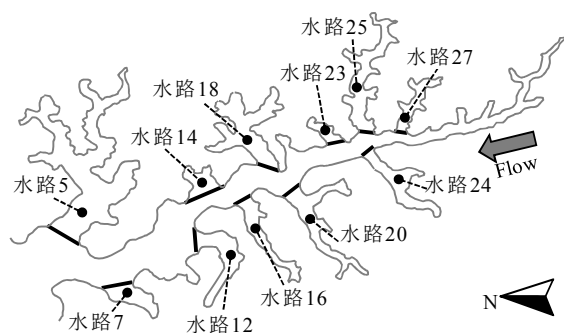
水路環境は、水路位置、谷津特性、水路形態、物理環境の各大項目から捉えた（Table 3）。水路位置は本川合

Table 3 各水路の水路位置、谷津特性、水路形態および物理環境（小出水ら（2005b）に加筆、改変）

Locations, characteristics of Yatsu, morphological and physical environmental properties of main canals (retouched and modified from Koizumi et al. (2005b))

水路位置 (m)	谷 津 特 性			水 路 形 態		物 理 環 境					(地点数)	
	谷面積	谷周囲長	谷形状	水路材質	水位差	水面幅	水面幅	水深	水深	流れ		
	(ha)	(km)	(m)	1:土	(cm)	(平均)	(標準偏差)	(平均)	(標準偏差)	(最頻値)		
	A	B	A/B×10	0:コンクリート	(cm)	(cm)	(cm)	(cm)	1:10～20cm/s 2:20～30cm/s			
水路1	0	—	—	—	0	0	93	24	34	22	1	9
水路2	44	—	—	—	1	0	187	130	21	8	1	8
水路5	459	36.2	6.8	53.6	0	0	93	29	15	10	2	29
水路7	745	4.4	0.8	55.3	1	73	54	3	4	3	1	4
水路12	1,369	7.2	1.6	44.2	0	37	83	29	13	6	1	7
水路14	1,689	3.9	0.7	55.5	0	40	64	9	5	3	2	5
水路16	1,883	5.8	1.8	32.8	0	50	71	34	8	5	1	9
水路18	2,165	13.5	3.0	44.3	0	60	89	53	8	7	1	17
水路20	2,260	9.5	2.9	33.0	1	45	99	25	14	5	1	7
水路23	2,784	2.3	0.7	34.1	1	61	63	34	7	5	1	5
水路24	2,884	7.0	1.8	38.1	0	55	101	45	11	7	1	10
水路25	2,947	10.5	3.2	33.2	1	0	90	33	13	5	2	8
水路27	3,071	4.2	1.5	27.8	1	20	51	12	9	3	2	4

注) 水位差は2002年6月計測時の値。水面幅、水深、流れは2003年7月計測時の値。

**Fig.2** 谷津特性を求める際に設定した境界（黒太線）

Borderlines set for calculation of Yatsu-properties (Black bold lines)

Table 4 正準相関係数 (case-A)
Canonical correlation coefficients (case-A)

	正準相関係数	χ^2	自由度	p値
第1軸	1.000	1,612.1	33	0.000
第2軸	0.820	133.5	20	0.000

流部の位置（水路1の本川合流部を0(m)とし、本川沿い上流方向に測定）である。谷津特性は水路規模等に関連すると考えたもので谷面積等3つの小項目からなる。谷津特性を求める際に定めた本川沿い郷面と各谷津の境界をFig.2に示す。なお、水路1と2は境界を定めることが困難なため欠損値扱いとした。水路形態は水路材質、本川合流部の水位差（以下、「水位差」）の2つの小項目から、物理環境は水面幅（平均）、水面幅（標準偏差）、水深（平均）、水深（標準偏差）、流れ（最頻値）の5つの小項目からなる。水路形態および物理環境は小出水ら（2005b）を基に、各々2002年6月計測時の値、2003年7月計測時の値とした。「平均」、「標準偏差」、「最頻値」は各水路の複数調査地点の要約値である。なお、かんがい期の値を用いたのは、TWINSpanによる分析で、年間

Table 5 構造係数 (case-A)
Canonical loadings (case-A)

変量	第1軸	第2軸
群集側変量群		
種数	-0.405	<u>-0.893</u>
総個体数密度 (/10m ²)	<u>-1.000</u>	0.000
TL5cm以上の個体の割合	0.383	-0.132
魚種側変量群		
スナヤツメ	-0.379	-0.233
タモロコ	-0.360	<u>-0.691</u>
モツゴ	-0.018	-0.586
ギンブナ	-0.179	-0.622
ヤリタナゴ	0.058	-0.130
ドジョウ	<u>-0.804</u>	0.053
ホトケドジョウ	-0.502	-0.060
メダカ	-0.632	0.135
ボラ	-0.030	-0.630
オオクチバス	-0.146	-0.145
トウヨシノボリ	0.048	-0.504

注) 下線部は絶対値0.65以上の値

をととした魚類の出現傾向に対してかんがい期の出現傾向が支配的であることが示唆されたためである。

5 結果および考察

a 正準相関分析

case-Aの分析結果をTable 4、5に示す。Table 4に示したように有意な正準相関係数を得たのは第2軸までである。構造係数はBartley and Robitschek (2000)を参考にすれば、絶対値0.65以上の値はかなり強い相関を示しているとみて良い。Table 5ではそれに該当する構造係数に下線を付した。

第1軸では、群集側変量群で総個体数密度の構造係数が-1.000を、魚種側変量群でドジョウの構造係数が-0.804を示し、各々最大値（絶対値）が得られている（Table 5）。各第1正準変量において群集側変量群では総個体数密度が、魚種側変量群ではドジョウ個体数密度が支配的であ

ることを示す。なお、参考値 (Norman and Streiner, 2005) として、一方の正準変量が他方の変量群の各変量を説明する割合の指標、冗長性係数 (柳井・高木, 1986; 菅, 1996) を記載しておく、群集側変量群の正準変量が 0.437、魚種側変量群の正準変量が 0.148 である。

同様に、第 2 軸では、群集側変量群で種数が、魚種側変量群でタモロコ個体数密度が支配的である (Table 5)。冗長性係数は先と同順に 0.182、0.122 である。

高い構造係数を示した、ドジョウ個体数密度と総個体数密度、タモロコ個体数密度と種数の散布図を Fig. 3、4 (Fig. 3 は縦軸、横軸とも両対数表示、Fig. 4 は横軸を片対数表示) に示す。各図には正準相関分析の結果を支持するように右肩上がりの傾向がみられる。すなわち、本流域においては、ドジョウが総個体数に支配的である (Fig. 3)、タモロコが種数に支配的であること (Fig. 4) が推察される。タモロコ個体数密度と種数の関係をスピアマンの順位相関係数でみると、0.80 (p 値<0.01 (無相関の検定)) と、先の推察を支持する結果が得られる。

Table 6、7 に case-B (かんがい期)、case-C (非かんがい期) の結果を示す。両 case の間、あるいは、case-A と各々の間には、case-B (かんがい期) の魚種側変量群の第 1 正準変量に支配的な変量としてメダカ (個体数密度) が加わり同第 2 正準変量に支配的な変量がみられなくなったものの、類似する結果が得られている。これらの冗長性係数は Table 8 に示す。

case-A と同様に、高い構造係数を示した変量の散布図を Fig. 5、6 (Fig. 5 は縦軸、横軸とも両対数表示、Fig. 6

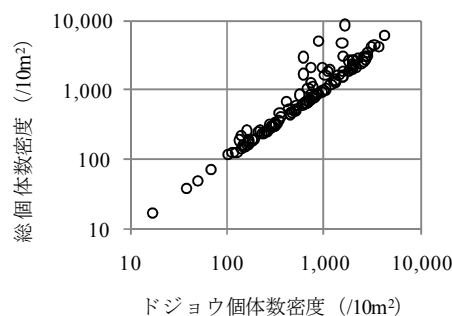


Fig.3 ドジョウ個体数密度と総個体数密度 (case-A)
Density of loach and density of total of all species (case-A)

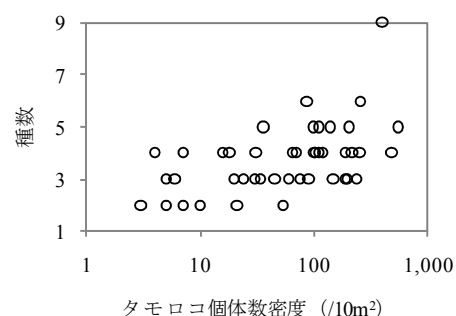


Fig.4 タモロコ個体数密度と種数 (case-A)
Density of field gudgeon and number of species (case-A)

は横軸を片対数表示) に示す。図をみると、何れも概ね case-A と同様の傾向が示されている。なお、case-A の場合と同様に、タモロコ個体数密度と種数の関係をスピアマンの順位相関係数でみると、case-B では 0.81、case-C では 0.79 である (何れも p 値<0.01 (無相関の検定))。このように case-A と同様の傾向は case-B、C にも現れており、正準相関分析結果 (Table 7) を支持する。また、本流域の魚類群集において、メダカの影響はかんがい期に、タモロコの影響は非かんがい期に大きくなると考えられる (Table 7)。

以上の結果は、分析結果に差異はあるものの、Katano et al. (2003) が導いたタモロコの指標性、すなわちその出現が豊富な魚類群集を示した、という指摘が、種数でみた場合、本流域でも同様であることを示唆する。一方、Katano et al. (2003) は、ドジョウの出現が魚類群集の多様性の低下を示した、としましたが、本流域における分析結果からは強い負の相関はみられなかった (Table 5、7)。その理由は定かではないが、ドジョウが総個体数の約 3/4

Table 6 正準相関係数 (かんがい期 (case-B)、非かんがい期 (case-C))

Canonical correlation coefficients (irrigation period (case-B), non-irrigation period (case-C))

		正準相関係数	χ^2	自由度	p 値
かんがい期	第1軸	1.000	3,804.7	30	0.000
	第2軸	0.792	116.8	18	0.000
非かんがい期	第1軸	1.000	65,535.0	30	0.000
	第2軸	0.821	134.2	18	0.000

Table 7 構造係数 (かんがい期 (case-B)、非かんがい期 (case-C))
Canonical loadings (irrigation period (case-B), non-irrigation period (case-C))

変量	かんがい期		非かんがい期	
	第1軸	第2軸	第1軸	第2軸
群集側変量群				
種数	-0.359	-0.914	-0.533	-0.842
総個体数密度 (/10m ²)	-1.000	0.000	-1.000	0.000
TL5cm以上の個体の割合	0.406	-0.101	0.216	-0.064
魚種側変量群				
スナヤツメ	-0.178	-0.333	-0.585	-0.065
ウグイ	—	—	-0.095	-0.532
タモロコ	-0.302	-0.601	-0.468	-0.781
モツゴ	0.032	-0.431	-0.069	-0.544
ギンブナ	-0.038	-0.551	-0.191	-0.531
ヤリタナゴ	0.044	-0.178	—	—
ドジョウ	-0.694	-0.018	-0.933	0.156
ホトケドジョウ	-0.359	-0.149	-0.644	0.028
メダカ	-0.780	0.150	-0.353	-0.056
ボラ	-0.004	-0.516	—	—
オオクチバス	—	—	-0.038	-0.265
トウヨシノボリ	0.075	-0.560	-0.029	-0.413

Table 8 冗長性係数 (かんがい期 (case-B)、非かんがい期 (case-C))

Redundancy coefficients (irrigation period (case-B), non-irrigation period (case-C))

正準変量	かんがい期		非かんがい期	
	第1軸	第2軸	第1軸	第2軸
群集側変量群	0.431	0.176	0.443	0.160
魚種側変量群	0.135	0.101	0.202	0.118

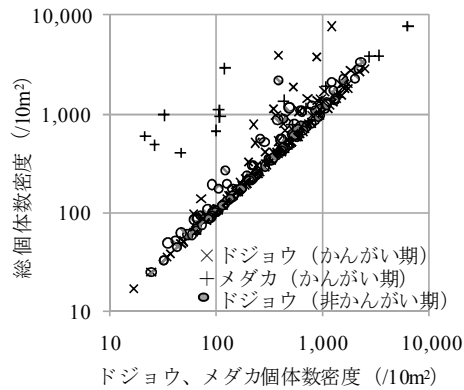


Fig.5 ドジョウおよびメダカ個体数密度と総個体数密度 (かんがい期 (case-B)、非かんがい期 (case-C))
Density of loach and Japanese killifish, and density of total of all species (irrigation period (case-B), non-irrigation period (case-C))

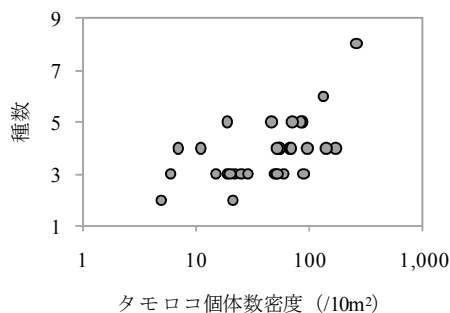


Fig.6 タモロコ個体数密度と種数 (非かんがい期 (case-C))
Density of field gudgeon and number of species (non-irrigation period (case-C))

を占めるほどの優占種であることやデータセットにおける相違点等が影響したのかも知れない。

b TWINSpan と多次元尺度法

(1) TWINSpan

case-A～Cの結果を **Fig. 7** に示す。(a)～(c)は各々、左上が種の分類、右上が水路の分類を示す。右上の色分けは鎖線位置での4分類による。下はそれと同色で色分けした水路の位置を示す。右上には、TWINSpanにおける指標種、すなわち、グループを代表する種 (非出現により代表する種は除外) を示した。

case-A～Cを比較すると、まず、case-AとBが良く類似すること、それに対し、case-Cが様相を異にすることが分かる。各水路は冬季にも水が涸れない恒久的水域で水理条件も通年で安定しているが (小出水ら, 2005b)、上述のことは、本流域の場合、かんがい期・非かんがい期の間で魚種の出現傾向に差異のあること、年間をとおした魚種の出現傾向にはかんがい期の出現傾向が支配的であることを示唆する。そこで、以下では case-A、B を中心にみていく。

case-A、B (**Fig. 7**) において、種の分類を右から左へとたどると、case-Aにおけるオオクチバスを除いて、まず、底生魚、遊泳魚に分類される。その先の分類には両case間で差が生じるが、クラスター分析におけるデンド

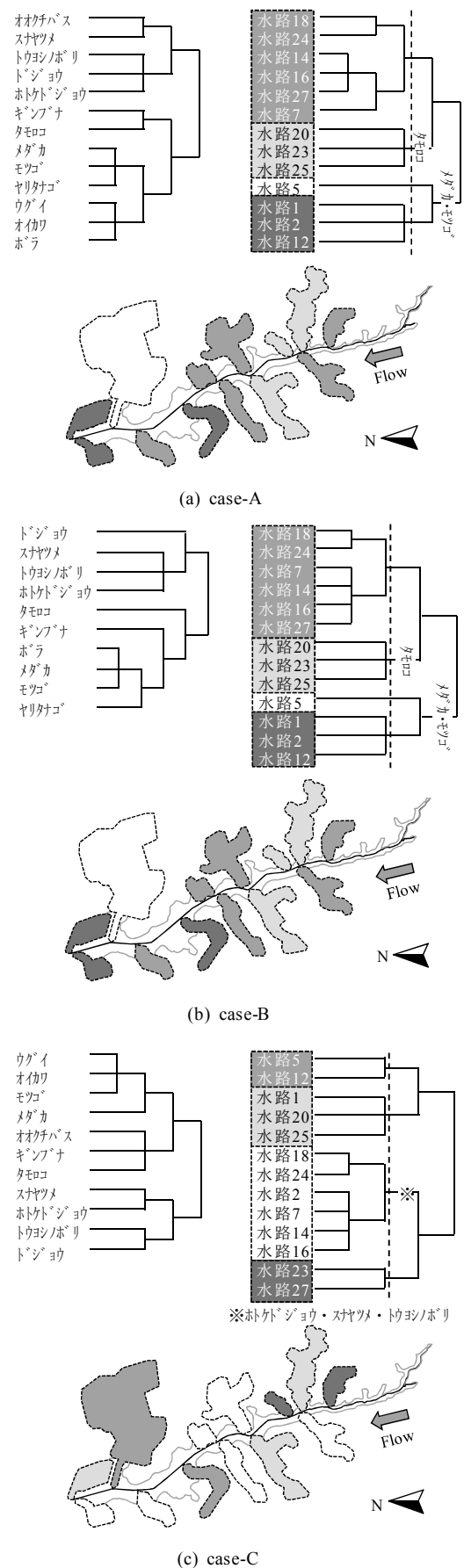


Fig.7 TWINSpan の結果と分類された水路の位置
Result of TWINSpan and location of classified canals

ログラムの捉え方、すなわち、一つの群に次々とサンプルが繋がる鎖状のデンドログラムは類似関係を分かりにくくさせ好ましくない（嶺田ら，2005b）、という捉え方を借りれば、case-Aの方が解釈し易いと考えられる。そこで、以下ではcase-Aの場合をみていく（Fig. 7(a)左上）。なお、オオクチバスは解釈の対象外とする。

底生魚はスナヤツメ単独、トウヨシノボリ・ドジョウ・ホトケドジョウの2つのグループに分類される。これは、スナヤツメの出現水路数が僅か2本（Table 1）であるなどその希少性の影響かも知れない。また、その出現水路が本流域上流部の水路に限られるのが一つの特徴である（Table 2、Fig. 1）。それに対し、トウヨシノボリ等のグループは本流域上流～下流部にかけた水路に広く出現する傾向にある（Table 2、Fig. 1）。

遊泳魚については、まず、ギンブナ・タモロコのグループに、それ以外は次の段階で、メダカ・モツゴ・ヤリタナゴ、ウグイ・オイカワ・ボラの各グループに分類される。3グループを解釈し易い方からみていくと、ウグイ等のグループは水路5のみに出現（Table 2）、生活タイプが移動性タイプに分類される種（リバーフロント整備センター，1996）で構成される。他の2グループが定住性タイプに分類される種（リバーフロント整備センター，1996）から構成されるのとは対照的である。後者2グループは、ギンブナ・タモロコが各々5、7本の、本流域上流～下流部の水路に出現しているのに対し、メダカ等のグループは何れの種も出現水路数3本以下で、本流域下流部の水路に限られるのが特徴である（Table 2、Fig. 1）。

次に、水路の分類とそれらの位置をみていく（Fig. 7(a)、(b)各右上）。case-A、Bでデンドログラムに多少の差はあるが、各々4グループに分類した場合、各グループを構成する水路は一致する。デンドログラムを右から左へたどると、まず、メダカ・モツゴが代表するグループとそれ以外に分類される。次の段階で、前者は水路5とそれ以外に、後者はタモロコが代表するグループとそれ以外に分類される。各グループに属する水路の位置はFig. 7(a)、(b)各下のとおりである。メダカ・モツゴが代表する2つのグループは種の分類でみたように本流域下流部に位置する。タモロコが代表するグループは本流域上流～中流部に位置する。ただし、これは大まかな傾向であって、実際には各グループが入り交じって位置する（Fig. 7(a)、(b)各下）。水路の位置は出現傾向に何らかの関係をもつと推察されるが、水路環境の議論なしに論じることではできない。そこで、次項でさらに検討を加える。

(2) 多次元尺度法

TWINSpanの結果を受けて多次元尺度法の分析はcase-Aのみとした。結果をFig. 8に示す。なお、結果の当てはまり具合の指標であるRSQ値（モデルにより説明される分散の比（三宅ら，1991）で、1に近い程当てはまりが良い（石村，2001））は0.990と高い値を示した。

多次元尺度法による本分析では、同所的（この場合1

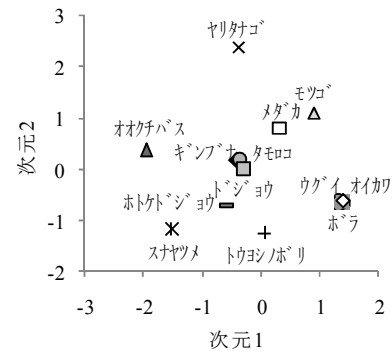


Fig. 8 非対称多次元尺度法による分析結果（case-A）
Result of Multidimensional scaling, ALSCAL (case-A)

本の同じ水路）に出現する傾向の強い種同士が近くに、同所的に出現しにくい種同士が遠くに布置される。したがって、中心付近には他種とともに出現しやすい種が、そうでない種は中心から遠くに、また、中心を挟んで反対側の種同士は同所的出現がほとんどないはずである。

Fig. 8の中心付近には、タモロコ、ギンブナ、ドジョウが布置され、これらは本流域における主要な水路の魚類相を構成する基本的な種に相当すると推察される。また、先述の傾向、すなわちメダカ・モツゴが本流域下流部に、スナヤツメが上流部にみられるという傾向を反映した布置が得られていると考えられる。以下では、得られた布置とTWINSpanによる分類を同時にみていく。

Fig. 9左図はTWINSpan (case-A)による種の分類、右図は同じく水路の分類を重ね合わせたものである。各々4グループに分類された段階のものを重ね合わせ、右図では各グループ（例えば、水路1・2・12のグループ）の出現種を包含する楕円を描き入れた。左図は、楕円が重なり合うこと無く、TWINSpanによる種の分類と多次元尺度法の間に矛盾のないことを示唆する。右図は、楕円の重なりが大きく、水路の分類と布置との関係は明瞭ではない。しかし、水路1・2・5・12をメダカ・モツゴが代表すること、それら以外の水路のうち、水路20・23・25をタモロコが代表することが示唆される。得られた布置は、TWINSpanによる水路の分類と較べて矛盾ないとみて良いであろう。次項では、各水路の環境（Table 3）に対して、メダカ・モツゴあるいはタモロコがどのような関連性をもつか、検討、考察する。

c. メダカ・モツゴ、タモロコが指標する水路の環境

ここでは、TWINSpanにおける指標種を用いて水路を区分し、区分された水路群の環境を比較することで、それらの種がもつ環境に対する指標性を検討、考察する。

まず、水路の区分方法を述べる。ここでは3通りの区分方法を用いた。一つ目の区分（以下、「区分1」）は、メダカ・モツゴが代表する水路群（以下、「G1」）、タモロコが代表する水路群（以下、「G2」）、それ以外の水路群（以下、「G3」）という、3つの水路群への区分である（Fig. 7(a)右上）。区分1は階層構造をもち、G1～3は、

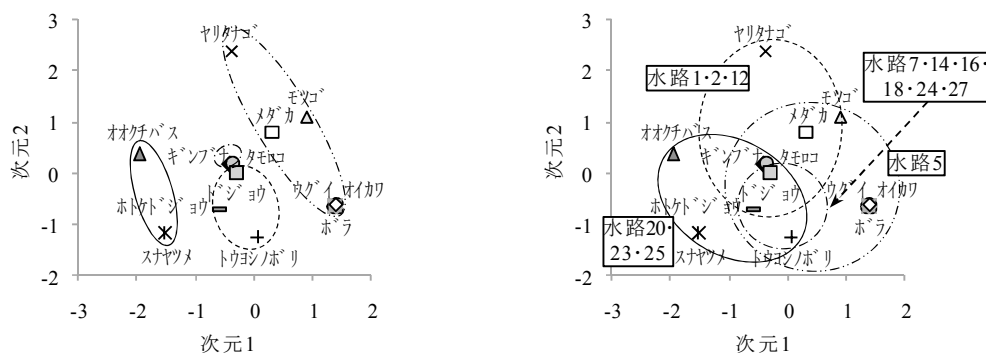


Fig.9 非対称多次元尺度法による分析結果および TWINSPLAN による分類 (case-A)。左：種の分類を重ね合わせ、右：水路の分類を重ね合わせ。

Results of Multidimensional scaling, ALSCAL and TWINSPLAN (case-A). Left: classification of species superimposed. Right: classification of canals superimposed.

Table 9 TWINSPLAN における指標種を用いた水路の区分と比較方法
Classifications of canals using the indicator species in TWINSPLAN and methods used for comparison

区分	水路群名称および構成水路の水路番号	備 考	比 較 方 法
区分1	G1: 水路1・2・5・12	メダカ・モツゴが代表する水路群	Kruskal-Wallis test, Steel-Dwass
	G2: 水路20・23・25	タモロコが代表する水路群	
	G3: 水路7・14・16・18・24・27	G1およびG2以外	
区分2	G4: 水路1・2・5・12	メダカまたはモツゴの出現水路群	Mann-Whitney's U-test
	G5: 水路7・14・16・18・20・23・24・25・27	G4以外	
区分3	G6: 水路1・2・5・12・20・23・25	タモロコの出現水路群	Mann-Whitney's U-test
	G7: 水路7・14・16・18・24・27	G6以外	

まず、G1 とそれ以外の水路群 (=G2+G3) に、次いで、それ以外の水路群が G2 と G3 に区分されるという入れ子構造をもつ (Fig. 7(a)右上)。この入れ子構造が各水路群の比較に与える影響は未知数である。そこで、TWINSPLAN における指標種の出現水路群とそれ以外の水路群、すなわち非出現水路群という区分を用いる。具体的には、二つ目の区分 (以下、「区分2」) が、メダカ・モツゴ (メダカまたはモツゴ) の出現水路群 (以下、「G4」) と G4 以外の水路群 (以下、「G5」)、三つ目の区分 (以下、「区分3」) が、タモロコの出現水路群 (以下、「G6」) と G6 以外の水路群 (以下、「G7」) という区分である。以上の区分1～3 およびそれらに対応する各水路群を Table 9 に一覧表で示す。

何れの区分方法でも、Table 3 の水路位置や水位差等を、各水路群のデータとした。比較には水路位置等の項目ごとに Table 9 に示すノンパラメトリックな統計手法を用いた。ただし、区分1および2の場合、谷津特性の3項目 (Table 3) で、G1 と G4 の n が2となりサンプル不足を生じるのでそれら3項目は比較対象外とした。統計解析ソフトウェアにはエクセル統計 2008 (SSRI) を用いた。

Table 10 に区分1の場合の比較結果を示す。表のように、位置、水深 (平均)、水深 (標準偏差) の3項目で有意差を得た。多重比較の結果をみると、G1 と G2 の間に有意差はないが、G1 と G3 の間には位置、水位差、水深 (平均) で有意差がみられる。うち、水位差は Kruskal-Wallis test で有意差を得ていないが、 p 値は 0.063

Table 10 区分1における水路群間の環境の比較
Comparison of environmental properties of three groups in the classification-1

項目	Kruskal-Wallis test	多重比較 (Steel-Dwass)		
		G1:G2	G1:G3	G2:G3
水路位置	*	0.084	*	0.553
水路材質	0.119	0.155	0.961	0.171
水位差	0.063	0.356	*	0.862
水面幅 (平均)	0.222	0.753	0.198	0.716
水面幅 (標準偏差)	0.882	0.932	0.795	0.991
水深 (平均)	*	0.240	*	0.394
水深 (標準偏差)	*	0.070	0.076	0.901
流れ (最頻値)	0.959	0.973	0.961	1.000

小数は p 値。*は $p < 0.05$ 。**は $p < 0.01$ 。

と棄却域に程近い値を示している。各 p 値、Table 3 をあわせて考察すると、G1 は本流域下流部に位置すること、本川合流部の水位差が小さいこと、水深 (平均) および水深 (標準偏差) が大きいことが示唆されるが、多重比較結果の解釈に難しさを残している。

区分2での比較結果を Table 11 に示す。表をみると、G4 と G5 の間では、位置、水位差、水深 (平均)、水深 (標準偏差) の4項目で有意差が得られている。この4項目は、区分1の場合に有意差が得られた項目 (Table 10) に水位差が加わったものである。Table 3 とあわせて考察すると、G4 すなわちメダカまたはモツゴの出現水路群は、それ以外の水路群に較べて、本流域下流部に位置するこ

Table 11 区分2における水路群間の環境の比較

Comparison of environmental properties of two groups in the classification-2

項目	Mann-Whitney's U-test
水路位置	**
水路材質	0.327
水位差	*
水面幅 (平均)	0.122
水面幅 (標準偏差)	0.757
水深 (平均)	*
水深 (標準偏差)	*
流れ (最頻値)	0.773

小数は p 値. *は $p<0.05$. **は $p<0.01$.**Table 12** 区分3における水路群間の環境の比較

Comparison of environmental properties of three groups in the classification-3

項目	Mann-Whitney's U-test
水路位置	0.317
谷面積	0.273
谷周囲長	0.313
谷形状	0.715
水路材質	0.410
水位差	0.060
水面幅 (平均)	0.116
水面幅 (標準偏差)	0.616
水深 (平均)	*
水深 (標準偏差)	0.093
流れ (最頻値)	0.859

小数は p 値. *は $p<0.05$. **は $p<0.01$.

と、本川合流部の水位差が小さいこと、水深が大きいこと、水深の変化に富むことが示唆される。

区分3での比較結果をTable 12に示す。水深 (平均)で有意差が得られている。また、有意差を得るには至らないが、水位差での p 値は0.060と棄却域に程近い値を示す。Table 3とあわせて考察すると、G6すなわちタモロコの出現水路群は、それ以外の水路群に較べて、本川合流部の水位差が小さいこと、水深が大きいことが示唆される結果といえる。

区分1～3での比較結果 (Table 10～12)をとおしてみると、区分1では3項目で有意差をみたものの多重比較の解釈が難しかった。これは先述のようにG1～3が入れ子構造を持つことと無関係ではないものと推察される。一方、区分2および3は、TWINSpanにおける指標種が出現したか否かというごく単純な区分であるために、差の検出、解釈とも容易な結果を導出したものと考えられる。

ここに、区分2と3での比較結果 (Table 11、12)を要約すると、メダカ・モツゴがタモロコよりも環境要求性が高いこと、これらの種が出現する水路の環境は、本川合流部の水位差が小さいこと、水深が大きいことが示唆されたといえる。このような水路環境は多くの場合他種にも好ましいと考えられ、そうしたことなどが正準相関分析にみたような結果に結びついたものと推察される。

6 まとめ

本章では、千葉県下田川流域における魚類調査結果を対象に、正準相関分析、TWINSpanおよび多次元尺度法による群集データ解析により、魚類の出現傾向を分析した。各々は環境との対応づけを要さず、あるいは要さない形で用いた。それ故、複雑で細かな環境因子 (項目)にとらわれることなく出現傾向を分析できたと考えられる。以下に結果を要約し、注目された種の指標性について触れる。

正準相関分析では、分析結果に差異はあるものの、Katano et al.(2003)が導いたタモロコがもつ群集の豊かさを示す指標性が、種数でみた場合、本流域においても同様であることが示唆された。調査地を全く異にする本流域でもKatano et al.(2003)に類似する結果が得られたことは、タモロコの指標性が広範囲に通用する可能性を示しており、今後の事例、知見の蓄積が待たれる。

TWINSpanおよび多次元尺度法では、両手法の結果間に矛盾はないと考えられた。TWINSpanにおける指標種はメダカ・モツゴ、タモロコであった。多次元尺度法では、タモロコ、ギンブナ、ドジョウが中心付近に布置され、本流域における主要な水路の魚類相を構成する基本的な種に相当すると推察された。

大まかな水路環境からみて、TWINSpanにおける指標種となったメダカまたはモツゴの出現水路は、本流域下流部に位置すること、本川合流部の水位差が小さいこと、水深が大きいこと、水深の変化に富むことが示唆された。同様にタモロコの出現水路は本川合流部の水位差が小さいこと、水深が大きいことが示唆された。本流域においては、タモロコの多いほど同所的に出現する種数が比較的多く、その出現は他種にも好ましい環境 (この場合、本川合流部水位差が小さいこと、水深が大きいこと) がそこにあることを示唆すると考えられる。メダカ・モツゴはタモロコよりも環境要求性が高いと考えられ、魚類生息環境の保全を考えていく場合、当初目標の設定にはタモロコ、その後メダカ・モツゴを指標種とすることなどが考えられる。

以上を踏まえて、本研究 (ネットワークモデルの開発)における対象種にタモロコを選定する。

III 水路における魚類の移動とそのモデル化

1 はじめに

本研究の大目的は、個体の移動を考慮した個体群モデル (ネットワークモデル)を開発し、ハビタット間の距離・位置関係や連続性等の各要素が個体群再生に与える影響を分析することを通じて、水域のネットワーク化の事前検討を可能とするソフトウェア技術開発に貢献することである。このため4つの小目的を設定した (第I章第3節)。本章では小目的の2つ目「対象種の水路内における移動を表現する数理モデル (移動モデル)を開発し、

移動モデルをサブモデルとするネットワークモデルを開発する」の前半部分、すなわち移動モデルの開発を図る。対象種は前章で、同所的出現種数が多いという魚類群集に対する指標性、また、その出現が他種にも好ましい環境がそこにあることを示唆するという環境に対する指標性が示唆されたタモロコである。本種を対象にその維持・保全を考えていくことが他魚種をも潜在的に維持・保全対象に含むことができるであろうと期待してのことである。

本章ではタモロコの個体レベルの移動調査結果を比較対象に、移動モデルを開発する。なお、それに先立って、まず同種に関する知見について次節で概説する。

2 タモロコ

タモロコは、コイ科モロコ亜科タモロコ属に属する魚類で、主として中部以西が自然分布域とされるが、関東平野にも広く分布する(細谷, 1989)。これは東京府(現東京都)水産試験場が 1939、1941 年に移植放流したものが繁殖した(中村, 1955)ことによると考えられてきたが、それ以前にも利根川等での生息が確認されており(青柳, 1957)、関東平野のタモロコが移植によるものか自然分布によるものかは定かではない(細谷, 1989)。

この自然分布の議論を別として、前章でみてきたとおり、また、Katano et al. (2003)が指摘したとおり、タモロコのもつ指標性、すなわちタモロコの出現場所に多様な魚種が出現していたこと、さらには、水田域に広くみられる種であることなどが注目される。タモロコは、北海道を除くほぼ全国に分布するとされ(リバーフロント整備センター, 1996)、また、全国の約 1,250 地点で実施された、農林水産省・環境省の連携による「田んぼの生きもの調査 2009」の魚調査においても 156 地点で確認されており、これは確認地点数上位 4 番目に相当する(農林水産省, 参照 2012.1.26)。

タモロコは農業水路や河川中・下流域の淀んだ水域の中層および底層を生息場とし、琵琶湖付近での産卵期は 4~7 月(中村, 1955)で水草や抽水植物の根などに不透明な沈性粘着卵を産みつける(細谷, 1989)。藤咲(2002)は先述の「田んぼの生きもの調査」の結果から、こうした植生産着形の産卵形態がタモロコ等確認地点数上位種の一つの特徴であると考察している。一方、小出水ら(2005a)によるタモロコの植生被度に対する SI モデルは、なし(0%)~中程度(25~75%)で最適値を示し、他因子(水深、底質等)も含めて環境への幅広い適応性をもつようで、こうした特徴が前章の結果に繋がってきたものと考えられる。

タモロコは雌雄ともふつう満 1 年で成熟するとされ、孵化後 9 月頃までに急速に成長、平均全長 6~7cm に達し、その後翌年春まではほとんど成長せず、春に至って再び成長、満 2 年で 9~10cm が普通の体サイズと考えられている(中村, 1969)。

3 移動調査

a 対象水路

移動調査の対象水路は前掲 Fig. 1 の水路 1 および水路 25 である(以下、各水路を「St.1」、「St.2」とする)。選定理由は、St.1、St.2 とも下田川流域(Fig. 1)の魚類調査結果(小出水ら, 2005b)から、タモロコ個体(以下、「個体」)がとりわけ多く生息することが既知であることである。

各 St の拡大図を Fig. 10 に示す。St.1、St.2 ともに通年水が涸れることはなく、St 内には個体の移動障害となる落差もない。また、抽水植物や水面に垂下する植物などが広範囲にみられる。St.1 は幅 80cm のコンクリート柵渠水路である。St.2 は水面幅約 40~70cm の水路で、一部に木柵が露出し、過去には木柵水路であったことがうかがわれるが、既に朽ち果てて土で埋まり土水路となっている。調査では、St.1、St.2 ともに定置網(目合:袖 6.5mm、胴 4.0mm)の設置により閉鎖系とした調査区間を設けた(Fig. 10)。これら調査区間は、小出水ら(2005b)を踏まえてタモロコ個体の採捕可能性および調査効率を考慮しながら、できるだけ長く、かつ、その線形が複雑なものとならないよう設けた。設けた調査区間の総延長は各々約 700m、約 950m である(Fig. 10)。

b 調査方法

調査では、標識により個体識別の可能な個体(以下、「標識個体」)を放流(以下、「標識放流」)し、その後の約 1 年間、調査定点における魚類採捕を 1~2 週間間隔で繰り返した。供試した標識個体の個体数等を Table 13 に、標識放流地点および調査定点を Fig. 10 に示す。各標識放流地点における標識放流個体数は 10 個体である。標識放流は 2004 年 7 月 20~21 日にかけて実施し、St.1 では 2005 年 7 月 28 日迄、St.2 では 2005 年 6 月 9 日迄、各々計 44 回、計 37 回の魚類採捕を実施した。

標識個体には事前に現地で採捕した個体を用いた。個体識別は、背鰭前部 4 箇所および背鰭脇 1 箇所の計 5 箇所に対する 4 色の蛍光色素(NMT 社製 VIE タグ)の組合せによって可能とした。蛍光色素の皮下注射時には、2-フェノキシエタノールを用いて麻酔をかけ、個体に与えるダメージの軽減を図った。注射後は即座にエアープンプによる酸素供給を行うバケツに移し、麻酔からの覚醒を確認した。その後、農村工学研究所の屋内で約 1 週間畜養し、標識の脱落が無いことを確認して標識放流に供した。

調査定点(Fig. 10)における魚類採捕は、金網(目合:4mm)製の待受型漁具(幅:約 20cm、長さ:約 50cm、高さ:約 15cm)、または、電気ショッカー(SMITH-ROOT 社製 12B 型)とタモ網(間口:40cm、目合:2mm)により行った。採捕した標識個体は、識別色、採捕位置を記録し、速やかに同位置に再放流した。

c 得られた観察値

採捕された標識個体を各個体の採捕回数で整理して

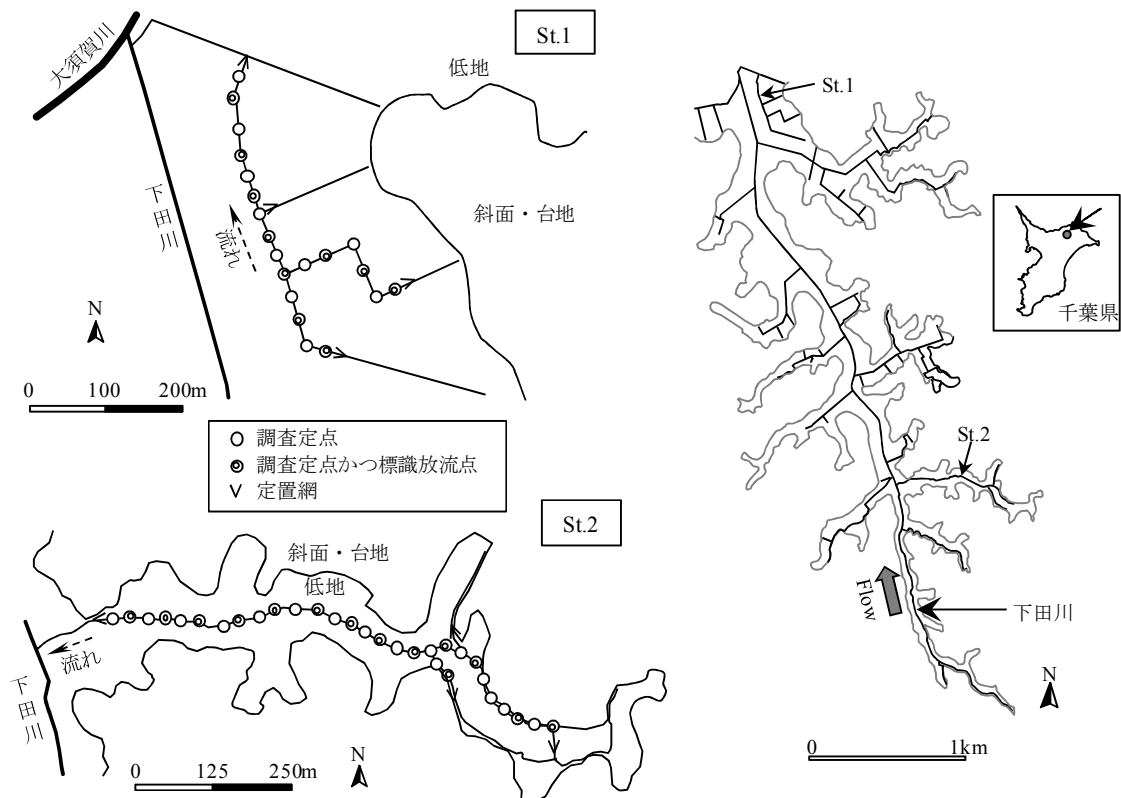


Fig.10 移動調査の対象水路 (St.1, St.2)

Target canals for the survey of moving distance (St.1 and St.2)

Table 14 に示す。以降では、これらのうち、2 回以上採捕された標識個体を対象とする。その理由は、標識放流直後のわずかな数日のうちに、例えば 600m 以上も上流や 400m 以上も下流に移動する個体が確認されるなど（竹村ら, 2006）、標識放流から 1 回目の採捕に至る間には、その後の移動とは傾向の異なる大きな移動が含まれている可能性が考えられ、その影響を除外してモデル化を進めるのが適当と考えられたためである。

2 回以上採捕された標識個体は計 31 個体である (Table 14)。うち定置網による採捕個体は 1 個体のみで、調査区間を閉鎖系としたことによる影響は小さいと考えられた。そして、その記録については移動が定置網で強制停止させられた記録であることを考慮して除外することとした。その上で残る 30 個体を対象に、各々 1 回目の採捕記録から 2 回目の採捕記録に至る迄の間の、経過日数および移動距離（以下、各々「経過日数」、「移動距離」）を算出した。移動距離には、移動の方向を考慮できるように、上流方向への移動には正の値を、下流方向への移動には負の値を与えた。なお、7 個体が 3 回、2 個体が 4 回採捕されているが (Table 14)、3 回目以降の採捕記録は用いない。同一個体による移動が複数回含まれることを避けることにより、移動に対してある特定の性質をもつ個体がいたとしても、その性質に偏った移動モデルとならないようにするためである。また、St.1 と St.2 の間で移動距離の等分散性は同等とみなされたので (F test, $p=0.093$)、以降では一括して取り扱う。

Table 13 供試した標識個体
Released marked individuals

	個体数	全長(mm)			
		最小	最大	平均	標準偏差
St.1	100	35	80	59	8
St.2	140	40	60	60	8

Table 14 採捕された標識個体数（採捕回数別）
Number of marked individuals each recaptured times

採捕回数	St.1	St.2	計
1	34	33	67
2	5	17	22
3	2	5	7
4	0	2	2
計	41	57	98

d 観察値のカテゴリー分け

経過日数を横軸とする頻度分布図を Fig. 11 に示す。図をみると、横軸左側に大きな偏り、同右側に小さな偏りが生じている。このような個体による経過日数の違いがモデル化に影響する可能性が考えられる。そこで、この経過日数が様々な個体について、その数を考慮しながら (Fig. 11)、カテゴリー1：20 日未満、カテゴリー2：20 日以上 100 日未満、カテゴリー3：100 日以上、に区分することとした。このとき、各カテゴリーに該当する個体数は各々 12、12、6 個体で、各々の移動距離を分析する範囲においては、ある程度経過日数の偏りによる影響が

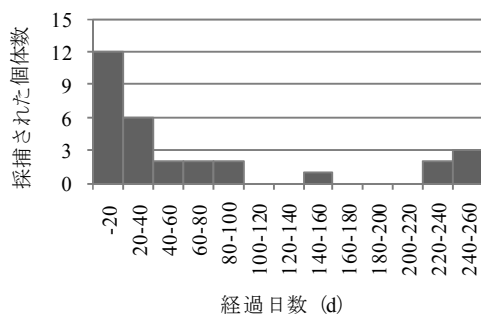


Fig.11 経過日数（1回目の採捕記録から2回目の採捕記録に至る迄の間の経過日数）と採捕された個体数

Elapsed days, from first time to second time recapture, and number of individuals

軽減されることが期待される。

Fig. 12 は各カテゴリーにおける経過日数および移動距離の平均値と標準偏差（エラーバー）を示している。移動距離は平均が何れも 0m 付近にあり、標準偏差は時間とともに拡大しつつも次第に収束に向かう傾向がみられる。各カテゴリーでの経過日数の平均は、約 10、50、220 日である。

移動モデルは、できるだけ長期間の移動に対応できることが望ましい。理由は次のとおりである。移動モデルは次章に述べるネットワークモデルのサブモデルとなる。個体群モデルによるシミュレーションは、通常、乱数を利用して行われ、計算期間は数年～数十年、試行回数は 1,000～10,000 回とされるなど、その運用時の計算量はしばしば膨大なものとなる。ネットワークモデルは、そこに移動モデルを組み込むため計算量はさらに増加する。移動モデルが表現する移動が短期間のものであるほど 1 年間の移動を表現するのに多くの反復を要することに繋がり（後述の式(3)およびⅣ章）、移動モデルをカテゴリー1 から構築しようとする場合、カテゴリー2 から構築する場合に比べて単純計算でも 5 倍多くの反復を要してしまう。このように、計算量の抑制のためにはできるだけ長期間の移動に対応した移動モデルが望ましい。

そこで、移動モデルでは、カテゴリー2 における経過日数の平均に相当する 50 日間を 1 単位期間と捉えることとした。そして、計算機上に仮想した 12 個体の移動を、カテゴリー2 の観察値（Table 15）と比較しつつ移動モデルを開発する。その後、移動モデルの妥当性を検証するため、計算機上に 6 個体を仮想して、移動モデルによりそれらの 4 単位期間（200 日）経過後の位置を算出、その計算値を、カテゴリー3 に該当する観察値（Table 16）と比較する。ここに、ある個体の X 単位期間経過後の位置は、初期位置を基準（0m）に、単位期間毎に求めた移動距離（ M_i ）の積算値として式(3)で算出する。

$$\text{ある個体の } X \text{ 単位期間経過後の位置} = \sum_{i=1}^X M_i \quad (3)$$

なお、カテゴリー1 における平均経過日数に相当する 10 日間を 1 単位期間とするモデル化も考えられるが、こ

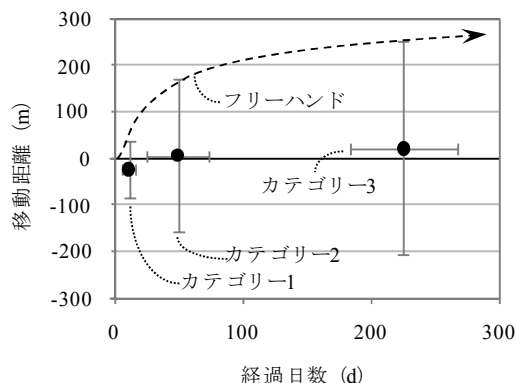


Fig.12 各カテゴリーにおける平均の経過日数と平均の移動距離（カテゴリー1：20 日未満、カテゴリー2：20 日以上 100 日未満、カテゴリー3：100 日以上。エラーバーは標準偏差）数

Distance and Elapsed days between second time recapture and first time recapture of following categories: less than 20 days, 20 days or more and less than 100 days, and 100 days or more. Error bars indicate standard deviations.

Table 15 カテゴリー2 に該当する観察記録一覧
Observation records which correspond to category 2

任意番号	移動距離 (m)	経過日数 (d)
1	-190	21
2	-172	27
3	-196	28
4	396	29
5	0	33
6	0	35
7	23	54
8	-54	56
9	59	61
10	0	61
11	93	90
12	123	90

Table 16 カテゴリー3 に該当する観察記録一覧
Observation records which correspond to category 3

任意番号	移動距離 (m)	経過日数 (d)
1	-133	141
2	212	230
3	-141	237
4	-188	244
5	0	244
6	384	251

の場合、例えばカテゴリー3 の観察値と比較するには 20～22 単位期間の計算を要する。このような X (式(3)) の増大は誤差の拡大につながる恐れと同時に、先述のとおりネットワークモデルにおける計算量を増大させることにつながる。以上の理由から、ここでは、カテゴリー2 をモデル化の対象に、カテゴリー3 を検証のための対象と位置づけるものである。

4 移動のモデル化

a 正規分布のあてはめ

標識採捕調査の関連成果（Solomon and Templeton, 1976；Riley et al., 1992；Nakamura et al., 2002；竹村ら、

2004；守山ら，2008）を概観すると、移動距離と採捕個体数の間には標識放流地点（0m）を中心に左右対称のベル型を示す正規分布（鐵，1978）に近似の傾向がみられる。また、一時的水域と恒久的水域を跨ぐ条件のためか下流側への裾の広がり大きいものの、西田ら（2006）の調査にも同様の傾向があるように見える。そこで、ここではモデル化の基となるカテゴリー2を対象に、移動距離と採捕個体数との関係に対し、正規分布曲線のあてはめを試みた。正規分布の確率密度関数は式(4)で与えられる（鐵，1978）。

$$f(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left\{-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}\right\} \quad (4)$$

ここに、 μ 、 σ は平均、標準偏差を示す。

正規分布へのデータのあてはまりがどの程度かみるため、まずは正規確率紙にプロットした（Fig. 13）。作図には、ソフトウェア「駒プロ Win v7.0La」を用いた。図をみると、直線から外れるプロットのある一方、直線上に並ぶプロットも多い。そこで、観察値およびその平均 μ ：7m、標準偏差 σ ：163m に従う正規分布から作成したヒストグラムを比較した（Fig. 14）。図をみると多少ずれはあるが、あてはまりは悪くなく、正規性の判定（SPSS ver15.0、深谷・喜田，2001）を行うと、正規的な分布であるという判定が得られた。そこで、移動のモデル化には正規分布を導入することとした。ただし、正規分布から求まる期待値は実数であるため、個体数の表現には工夫が必要である。ここでは、先述のように仮想個体毎に移動距離を算出することとし、その計算過程で正規分布を考慮できるよう、次項に述べるようにして正規分布に従う正規乱数を導入した。

b 正規乱数の導入

正規乱数の発生にはボックス・ミュラー法を用いた。ボックス・ミュラー法は2個の一樣乱数 r_1 、 r_2 （区間 $[0, 1]$ ）を基に式(5)、(6)により平均 μ 、標準偏差 σ の正規分布に従う2個の乱数 z_1 、 z_2 （以下、「正規乱数」）を得る方法である（脇本ら，1984；河西，1992）。

$$z_1 = \sigma \sqrt{2 \log r_1} \cos 2\pi r_2 + \mu \quad (5)$$

$$z_2 = \sigma \sqrt{2 \log r_1} \sin 2\pi r_2 + \mu \quad (6)$$

ここでは、1単位期間における移動距離の平均 μ を0m、標準偏差 σ を、暫定的に25～500mの範囲において25m間隔で設定した各ケースについて、各々1,000回の試行を行った。

1回の試行の過程では、仮想の個体毎に、ボックス・ミュラー法により z_1 、 z_2 を得たのち、別途発生させた一樣乱数（区間 $[0, 1]$ ）が0.5以下であるか否かを基準に z_1 、 z_2 の何れかを移動距離として与えた。このようにして、全ての仮想個体に移動距離を与えたのち、階級幅100m（最小階級：-550m 未満～最大階級：550m 以上）

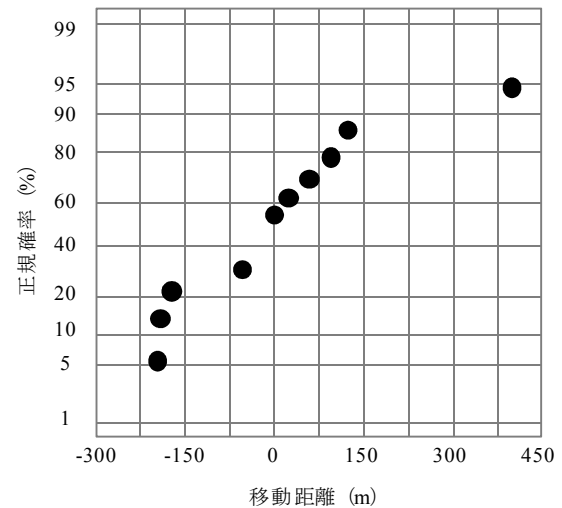


Fig.13 カテゴリー2における観察値の正規確率プロット
Normal probability plot of observed distances correspond to category 2

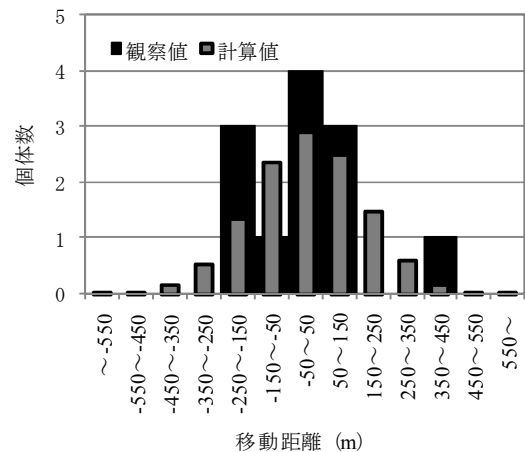


Fig.14 カテゴリー2の観察値および正規分布のあてはめによる計算値

Observed number of individuals of category 2 and calculated value by application of normal distribution

の度数分布表を作成し、階級毎の計算値 C と観察値 O を基に $(C, O$ ともに個体数)、式(7)で求められる値を誤差と定義してこれを求めた。以上が1回の試行の過程で、ケース毎にこれを1,000回ずつ行った。

$$\text{誤差} = \sum (C - O)^2 \quad (7)$$

観察値に対する各ケースのあてはまりは、1,000回の試行から、そのうちの最小の誤差（以下、「最小誤差」）を求めて、それを基に評価した。

c 定住型個体と移動型個体

第I章に述べたように、海外には移動に関する数多くの報告があり、Gerking (1959) や Funk (1957) は定住型個体と移動型個体の存在を指摘している。国内でも同様に、いくつかの魚種で定住型個体と移動型個体の存在可能性が指摘されている（Nakamura et al., 2002；西田ら，2006；守山ら，2008）。また、竹村ら（2006）は複数回採捕された標識個体（タモロコ）の移動記録からそうした可能性が示唆されているとした。Gerking (1959) は破壊されたエ

リアの再生や分布における移動型個体の重要性は疑いようがないとしている。本研究の目的に照らせば、これら2タイプの存在を考慮する必要性は高い。そこで、移動モデルでは、前項に述べた方法を基本に、定住型個体と移動型個体に対して各々相異なる標準偏差をもつ正規乱数を次のようにして導入することとした。

まず、定住型個体と移動型個体の存在割合（以下、「存在割合」）を「 $a:1-a$ 」とする。各々には標準偏差 σ_m 、 σ'_m （ただし、 $\sigma < \sigma'$ 。平均はともに0m）の正規乱数を用いる。1回の試行の過程においては、仮定の個体毎に、任意に発生させた一様乱数（区間[0, 1]）が a 以下であるか否かにより、その個体が定住型、移動型の何れのタイプに属するかを決定する。そして、決定タイプの標準偏差に従う正規乱数を前項と同じ方法によって与えたのちは前項と同様とした。

標準偏差は、 $\sigma < \sigma'$ を条件に、範囲を25~500m、25m間隔で設定し、全ての組合せ（例えば、 $\sigma = 25m$ に対し、 $\sigma' = 50m, 75m, \dots, 475m, 500m$ 等。存在割合を一定としたときの組合せ数は190通り（ $= {}_{20}C_2$ ））について計算した。また、存在割合は簡単のため、「0.25:0.75」、「0.50:0.50」、「0.75:0.25」の3通りで計算した。その際、複数単位期間を計算期間とする計算（式(3)）においては、1単位期間目で決定されたタイプは、以後の単位期間においても変化しないものとした。

5 結果及び考察

a 1,000回の試行で得られた最小誤差

観察値（カテゴリ2）に対して得られた最小誤差をTable 17に示す。Table 17(b)の対角要素は2タイプの存在を考慮しない場合に相当する。

表をみると、観察値に完全に一致する試行のあったことを示す最小誤差0が、存在割合「0.25:0.75」で1ケース、同「0.50:0.50」で2ケース、同「0.75:0.25」で4ケース得られている。その試行回数は各1回と少なかったものの、観察値を再現できたことは、ここに述べてきたモデル化の可能性を支持するものと考えられる。

ケース間で、最小誤差に一定の傾向はなく（Table 17）、適当なパラメータ値（ σ_m 、 σ'_m ）を見出すにはさらに検討が必要である。そこで、以降では存在割合の設定について、まず検討するとともに、観察値に一致する計算値を得たケースを全て抽出し、任意にパラメータを設定することを試みる。

b 存在割合とパラメータ σ および σ' の設定

存在割合の設定毎に、全ケースの最小誤差の平均を求めるとともに（Table 18）、観察値に対する計算値の一致を得たケースを抽出した（Table 19）。存在割合「1.00:0.00」は、2タイプの存在を考慮しない場合であり、この場合観察値に対する計算値の一致はなく、平均的にみても最小誤差は存在割合「0.25:0.75」、同「0.50:0.50」、同「0.75:0.25」の場合に比して大きい（Table 18）。2タイプの存在を考

慮するのがより適当と考えられる。

2タイプの存在を考慮した場合、最小誤差の平均は3.74~4.28と大きな差はないが、一致を得たケース数は、存在割合「0.75:0.25」で最大の4ケースとなった（Table 18）。Gerking (1959)は移動型個体がおよそ全体の1/3~0としている。また、西田（2009）はドジョウやタモロコの中に長距離の移動を行う個体が1~3割存在したことを報告している。これらの報告も踏まえて、ここでは、存在割合「0.75:0.25」が最も適当として、次にパラメータ σ および σ' の設定について検討する。

この場合、既に抽出した4ケース（Table 19）において、 $\sigma = 100 \sim 175m$ 、 $\sigma' = 225 \sim 500m$ で、各々平均値は150m、325mである。Fig. 15は、存在割合「0.75:0.25」、 $\sigma = 150m$ 、 $\sigma' = 325m$ のケースで最小誤差を得た計算および1,000回の試行（計算）の平均をヒストグラムに示したもので、観察値と大きく異なるものではない。次項では、これらの値を用いて、計算機上に仮想した6個体の4単位期間（1単位期間:約50日）後の位置を式(3)により算出する。そして、カテゴリ3の観察値（経過日数の平均:約220日）と比較し、モデルの妥当性を検証する。

c モデルの妥当性

計算機上に6個体を仮想し、計算期間を4単位期間（200日）として、前項に述べた計算条件で1,000回の試行を行った。Fig. 16は、その結果得られた各階級における平均個体数、最小誤差を示したときの個体数およびカテゴリ3の観察値をヒストグラムで示したものである。最小誤差を得た計算時には観察値にほぼ近似する結果（適合度検定、 $p=0.999$ ）を得ており、サンプル数が少ないもののモデルは観察値の再現に一定の成功をみたとして良いであろう。

ここでは、とくに時期的な移動を意識することなく、約1年間に渡る繰り返し採捕から得た観察値を比較対象に、観察値へのあてはめという立場から移動のモデル化を試みてきた。仮に産卵期などに長距離の移動が行われている場合にはそれを考慮した方がより妥当なモデルの開発に繋がると考えられる。しかし、産卵期の移動に関しては、そうした長距離の移動とは対極的な報告も少なくない。例えばビワマス *Oncorhynchus masou rhodurus* を対象としたNakano et al. (1990)は、産卵場や生育場に恵まれそれらが近接する流れにおいて産卵のための移動が少ないことを、イワナ属 *Salvelinus leucomaenis* を対象としたNakamura et al. (2002)も同様のことを報告している。

タモロコの場合、浮いている水草や板囲いの縁などを被産着物として産卵する（中村, 1969）。対象水路では、水草や水面に垂下する植物なども広範囲にみられることから産卵のための環境は整っていると考えられる。産卵場の確認までには至らなかったが、産卵期の移動を別途考慮する必要性はそれほど高くはないと推察される。以上を踏まえて、対象水路における妥当なモデルを開発できたものと考えられる。

(a) 存在割合=0.25:0.75

(c) 存在割合=0.75:0.25

[illegible]

Table 18 存在割合の設定と最小誤差の平均、標準偏差および一致組合せ（ケース）数

Average and standard deviation of minimum errors of all cases in each setting of existence rate, and number of cases in which minimum error is zero

	定住型個体と移動型個体の存在割合の設定			
	1.00:0.00	0.25:0.75	0.50:0.50	0.75:0.25
N (組合せ数)	20	190	190	190
最小誤差の平均	6.10	4.28	3.74	3.83
標準偏差	6.83	2.20	1.92	2.50
観察値に一致した組合せ数	0	1	2	4

Table 19 観察値に一致の計算が得られた組合せ（ケース）
Combinations of existence rate and standard deviations of sedentary type and ambulant type, in which a calculation indicated the error was zero

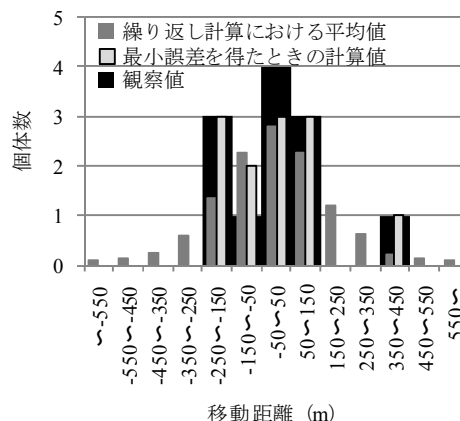
	定住型個体に設定の標準偏差 (m)		移動型個体に設定の標準偏差 (m)
	0.25:0.75	50	400
定住型個体と移動型個体の存在割合の設定	0.50:0.50	175	200
	0.50:0.50	200	375
	0.75:0.25	100	500
	0.75:0.25	150	300
	0.75:0.25	175	225
	0.75:0.25	175	275

既に述べたように、対象水路は、谷津田域を流れ、通年水が涸れることのない、また、移動の障害となる落差もない、幅 1m もない狭小な水路である。加えて、産卵のための環境は水路内に整っていると考えられる。本移動モデルの適用可能性が高いのは、以上のような条件下にある水路と推察される。今後、同様の条件下における事例や異なる条件下、例えば一時的水域に相当する水路における事例等が蓄積されていくことを期待したい。

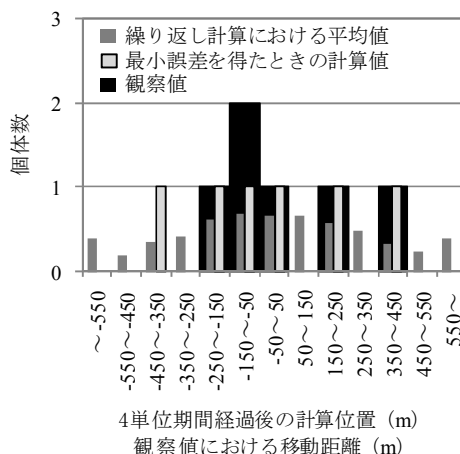
6 まとめ

移動モデルは、計算期間を複数単位期間とすることに加えて、個体の分布状態を初期条件として与えることで一定期間経過後の個体の分布状態を予測可能とする。

この移動モデルは次章に述べるネットワークモデルのサブモデルとなる。例えば、現存する生息地の upstream に移動障害となる落差が在り、魚道の整備が計画されるとする。現在、落差の upstream 側に生息する個体はいないが、生息地としての環境は downstream 側と同質で、過去にネットワークが分断されたことによってのみ現状があるものとする。魚道の整備後には、魚道入口に到達した個体の一部が遡上に成功すると仮定する。この場合、魚道の整備による生息地面積の拡大と捉えられるが、移動モデルを利用することで新たな生息地に対する個体の移入を予測することが可能となる。そして、再生産を考慮することで魚道 upstream 側における個体群再生を予測するなど、より効果的な水域ネットワーク化を図るための事前検討を可能とす

**Fig.15** 定住型個体と移動型個体の存在割合を0.75 : 0.25、 $\sigma = 150(m)$ 、 $\sigma' = 325(m)$ としたときの計算値。観察値との比較

Calculated values when the existence rate of 2 types, sedentary type and ambulant type, is set as 0.75 to 0.25, σ is set as 150m and σ' is set as 325m. And observed number of individuals

**Fig.16** 定住型個体と移動型個体の存在割合を0.75 : 0.25、 $\sigma = 150(m)$ 、 $\sigma' = 325(m)$ としたときの4単位期間経過後の計算値。観察値（カテゴリー3）との比較

Calculated values when 4 unit times elapse. In this case, the existence rate of 2 types, sedentary type and ambulant type, σ is set as 0.75 to 0.25, σ is set as 150m and σ' is set as 325m. And observed number of individuals of category 3

るツール、ネットワークモデルの開発（次章）へと繋げていく。

IV ネットワークモデルの開発とシナリオ分析

1 はじめに

本章では、ネットワークモデルの開発および同モデルによるシナリオ分析、感度分析について述べていく。これらは本研究の小目的②の後半～同④（第1章第3節）に対応する部分である。以下で本章の内容を概説する。

本章前段（第2節および第3節）では、ネットワークモデルにおける個体群生態学的パラメータ、すなわち自然増加率 r および環境収容力 K の設定値について、前者

を中心に検討する。そして、前章および本章前段でネットワークモデルに要するパラメータ等の準備が整うことから、本章中段（第4節）では、ネットワークモデルの開発、とくに水域の分断点およびその遡上や降下に際しての難易（以下、「遡上性」、「降下性」）の表現方法、同モデルの利用によるシナリオ間の比較方法等を提案する。そして、本章後段（第5節）では、各パラメータの設定値による影響について感度分析を行い、今後のネットワークモデルの有効利用に向け、パラメータを含む各設定条件の重要度について検討する。

2 自然増加率 r

a ロジスティック型増殖モデルの利用

ネットワークモデルは、個体群モデルを基礎として、そこにサブモデルとなる移動モデルを組み入れて開発を目指すものである。第I章で個体群モデルには大きく分けて行列モデルと個体ベースモデルの在ることを述べた。ネットワークモデルはその融合型である。すなわち、水路内の一定区間を一つのハビタットと捉え、そこにおける個体群動態の計算には行列モデルを用いる。しかし、そのままでは周辺のハビタットとの間における個体の移出入を考慮できない。そこで、移動モデルにより個体ベースでハビタット間の移出入を計算し、一定期間（この場合1年）後の個体数を求め、それを基に再生産後の個体数を行列モデルで計算するのである。ただし、ネットワークモデルに用いる個体群モデルは、正確を期せば行列モデルを単純化した式(8)のロジスティック型増殖モデルで、式中の r_t （本研究における「自然増加率」）の検討に行列モデルを利用した（後述）。ロジスティック型増殖モデルでは、式(9)で時刻 $t+1$ 時点の個体数 N_{t+1} が示される（松田, 2004）。また、個体群動態に密度依存性を考慮しない最も単純な式(10)のモデルはマルサス型増殖モデルである（瀬野, 2007）。

$$r_t = r_0(1 - N_t/K) \quad (8)$$

$$N_{t+1} = [1 + r_0(1 - N_t/K)]N_t \quad (9)$$

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (10)$$

ここに、 r_0 は内的自然増加率、 K は環境収容力、 N_0 は初期の個体数、 e は自然対数の底である。

マルサス型増殖モデルでは、 N_{t+1} は N_t の e^r 倍に増加する。そして、個体群は指数成長を遂げ、 r の大きさにより成長速度に差異はあるものの無限に成長し続ける。マルサス型増殖モデルは密度独立的個体群成長とも呼ばれる（Mackenzie et al., 2001）。マルサス型増殖モデルにおける r は、環境が個体群の増殖に理想的な条件を満たし、個体群が潜在的に持ちうる最大の増加率を発揮する場合には、 r_0 に等しく、この r_0 は上記のように内的自然増加率（Intrinsic rate of natural increase）と呼ばれる。しかし、現実には個体群が無限に成長し続けることはなく、密度

が高まってくると限りある資源の争奪が起こるなどにより、個体数はその環境が支えうる最大値で安定し、個体群は平衡密度に到達する（Mackenzie et al., 2001）。この最大値が環境収容力 K （carrying capacity）である。

以上のように、ネットワークモデルの基礎となる個体群（ロジスティック型増殖）モデルでは、利用に際して値を設定すべきパラメータは r_0 と K の2つである。本節では前者を検討する。後者は環境への依存性が高いと考えられることから、現状での一般化を避けて知見の蓄積を待つこととし、現地調査で観測された最高個体数密度を暫定的に用いることとした（後述）。

b 既往知見とネットワークモデルでの利用における課題

r_0 に関する既往知見には、Fenchel (1974)、Pauly (1984)、水産総合研究センター中央水産研究所内水面研究部 (2007) がある。Fenchel (1974) はウイルスや恒温動物等のカテゴリー毎に、Pauly (1984) は魚類や鯨類を含む熱帯水域における様々な生物種に対し、体重に基づく指数回帰式を示している。しかし、回帰式から得られる r_0 を利用するには慎重な検討が必要である。回帰式は5~20桁も体重の異なる種から得られたもので、回帰の傾向を別として大きなバラツキを伴っているからである。

したがって、対象種毎に r_0 を設定する必要性が高い。ところが、魚類個体群に対する推定例は水産総合研究センター中央水産研究所内水面研究部 (2007) を除けば皆無に等しい。また、日本の固有種について、 r_0 の計算に必要な生活史の情報はほとんどない（勝川ら, 2004）。先の推定例の場合、漁獲データに基づくが、漁獲データから推定した r_0 の推定精度は良いとは言えず（勝川ら, 2004）、また、漁獲量と資源量は必ずしも比例関係にはない（Hilborn and Walters, 1992）。推定例はそれらを考慮してはいるが、推定された r_0 は、個体群回復力に関する事前情報（Froese et al., 2000）として与えられた、 r_0 の探索範囲の上限または下限に一致する結果となっている。探索範囲に利用された値については、Froese et al. (2000) は確信に至っていないとして、比較対象としての利用が可能である、とするに留めている。以上から、ネットワークモデルに先の推定例を流用することは現段階では控えるべきと考えられる。また、 r_0 の設定がその重要さに比して未だ難問であることも明らかである。

ネットワークモデルの開発および運用の目的は、ネットワーク化により新たに利用可能となる生息地やその周辺における個体群動態を予測し、効果的なネットワーク化の在り方を、様々なシナリオから比較、検討可能とすることである。このため、 r_0 は精度の追究よりも、むしろ、ネットワーク化の効果を過大評価せぬよう、厳しめの値を用いることの方が重要と考えられる。ここでは、第II章、第III章に準じてタモロコを対象に、現地調査結果および再生産の既往知見を基に、また、ネットワーク化による新たな利用可能生息地を想定した個体群成長の

Table 20 コホート生命表の例 (詳細は後述。 $N_{0,0}=22,000$ 、調査 2、case-A の場合)

An example of cohort life table obtained by calculations (The example obtained under following conditions. $N_{0,0}=22,000$ on survey-2 of case-A)

j	N_j	l_j	m_j	$l_j \times m_j$	$j \times l_j \times m_j$
0	22,000	1.0000	0	0.0000	0.0000
1	64	0.0029	150	0.4364	0.4364
2	55	0.0025	325	0.8125	1.6250

シミュレーションを基に、ネットワークモデルにおける自然増加率の設定値を検討する。

c ネットワークモデルにおける自然増加率と検討方法

式(8)から分かるように、環境収容力に較べてごく少数の個体からはじまる個体群の場合、初期においては、 r_0 は r_t で近似できる。また、恒常的に r_t は r_0 以下である。前述のように、ネットワークモデルでは効果を過大評価しないよう厳しめの r を設定することが重要である。以下では r_t と r_0 をとくに区別なく単に r として設定値を検討する。これは、以下で利用するデータには密度の影響が考えられるものの、その場合でも r_0 以下の値が算出されることから、厳しめの r が設定できることによる。以下、検討方法について述べる。

(1) 指数回帰式

先述のとおり、 r の指数回帰式には Fenchel (1974)、Pauly (1984) により示されたものがある。Fenchel (1974) が示した変温動物に対する回帰式は式(11)のとおりで、 W (g) は平均体重とされるが、平均の意味は記載されていない。なお、Fenchel (1974) の指数回帰式は日あたりで示されているが、ここでは年あたりに換算して示した。Pauly (1984) の回帰式は式(12)のとおりで、魚類や鯨類を含み \bar{w} (g) については式(13)で与えられる。

$$r = 70.88 \times W^{-0.27} \quad (11)$$

$$r \approx 9.13 \times \bar{w}^{-0.26} \quad (12)$$

$$\bar{w} = (W_{\max} + W_m) / 2 \quad (13)$$

ここに、 W は平均体重(g)、 W_{\max} は成魚の最大体重(g)、 W_m は成熟時体重(g)である。

式(11)、式(12)とも Fenchel (1974)、Pauly (1984) を見る限り回帰の傾向は確認できるが、使用データのバラツキが大きく、式から得られる r の利用には慎重な検討が欠かせない。そこで、式(11)および(13)について、中村 (1969) の報告にある、成魚の最大体重 24.4(g) を参考に、 W または w を 1~30(g) の範囲に絞った場合、ある程度妥当と考えられる r が得られるか否かを検討する。

(2) コホート生命表

同齡出生集団をコホートと呼び、その集団の経時的追跡により、生残率や産卵数等を把握して作成されたコホ

ート生命表 (Table 20 に例示。後述) からは近似的に r が算出できる (Begon et al., 2003)。しかし、魚類個体群の場合、初期生残率データが得られないことが多い (勝川ら, 2004)。また、個体の年齢の把握には多くの困難、労力を伴う。そこで、以下のようにして仮想的にコホート生命表を作成する。

まず、現地調査により採捕個体の全長を記録し、それを基に年齢組成を推定する (後述)。以下では、調査時点 を時刻 0、翌年を時刻 1、翌々年を時刻 2 と表記する。野生のタモロコ個体の寿命は 2 年程度と考えられるため (中村, 1969)、コホート生命表の作成に要する期間は時刻 0~2 までとした。時刻 i (0~2) における年齢 j の個体数を N_{ij} とし、各時刻における各年齢の個体数の比が一定である安定年齢構成 (Begon et al., 2003) を仮定する。また、生残個体が翌年の再生産を行うものとする。以上のことは式(14)、式(15)で示され、それらから式(16)により l_j (年齢 j に至る迄の生残率) を求めることができる。

$$N_{i,0} : N_{i,1} : N_{i,2} = \text{Constant} \quad (14)$$

$$N_{i+1,0} = \sum_{j=1}^2 (N_{i,j} \times m_j) \quad (15)$$

$$l_j = N_{i,j} / N_{i,j,0} \quad (i \geq j) \quad (16)$$

ここに、 $N_{i,0}$ は孵化仔魚数、 m_j は年齢 j の 1 個体を親魚とする孵化仔魚数、 l_j は年齢 j に至るまでの生残率である。

全長から推定された年齢組成 (後述) を基に $N_{0,1}$ 、 $N_{0,2}$ を、各年齢における平均全長を基に m_j を設定する。 m_j の設定には矢田 (1979)、中村 (1969) を参考とする。これらは体サイズと産出卵数または孕卵数との関係を示す知見である。そして、 $N_{0,0}$ には任意の値 (後述) を与えてコホート生命表を作成し、式(17)~(19)により算出される r (Begon et al., 2003) について検討する。

$$R_0 = \sum_{j=1}^2 (l_j \times m_j) \quad (17)$$

$$T_c = \sum_{j=1}^2 (j \times l_j \times m_j) / R_0 \quad (18)$$

$$r \approx \ln R_0 / T_c \quad (19)$$

ここに、 R_0 は 1 個体の生涯出生数、 T_c はコホート世代時間 (親の平均年齢) である。

矢田 (1979)、中村 (1969) を参考に、簡単のため雌雄比は各年齢とも 1 : 1、孵化率は 50% とし、コホート生命表の作成対象は雌個体のみとする。

(3) 現地調査と年齢組成の推定

現地調査の対象水路は、利根川の 2 次支川下田川 (千葉県成田市) に合流する水面幅約 40~120cm の土水路 (ただし、下流側の一部区間は 2 面柵渠) で、Fig. 1 の水路 25 (Fig. 10 の St.2 に同じ) である。本水路の計約 600m の区間で電気ショッカー (SMITH-ROOT 社製 12B 型) とタモ網 (間口 40cm、目合 2mm) による魚類採捕調査を実施した (Fig. 17)。調査は 2008 年 9 月 9~11 日および 2009 年 4 月 7~8 日の 2 回実施した (以下、「調査 1」、

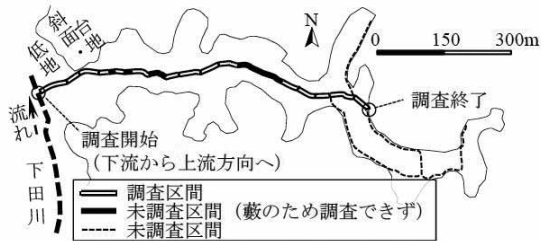


Fig.17 現地調査対象水路および調査区間
A target canal and sections for field survey

「調査 2」)。調査 1 は再生産後、個体数の減耗がある程度収束した時期、調査 2 は再生産直前の最も個体数が減少している時期と捉えて実施したものである。

採捕は、2～3 名が一组となり、延長数十 m の任意区間毎にその上・下流を小型定置網（目合は袖：6.5mm、胴：4.0mm）で仕切った後（区間長：23～77m、区間数：15）、下流側の定置網近傍から上流側に向けて開始した。タモ網は、電気ショッカーの下流側で流れを遮るように構え、その後底泥ごと麻痺した個体をすくい取るようにして用いた。極力一定の速度を保ちつつ進み、上流側の定置網に到達後、全ての採捕個体の全長を記録した。以上の採捕および記録は、本水路の下流から上流に向けて、任意区間を設定しつつ実施した（Fig. 17）。

その結果、調査 1 で計 294 個体、調査 2 で計 211 個体のタモロコを採捕した。各々、個体の全長組成解析から年齢組成を推定する。解析には、相澤・滝口（1999）が Hasselblad（1966）の方法に基づき提示した、サイズ度数分布による方法を用いる。この方法は、同年齢の体長組成を正規分布と仮定して、最尤法によりパラメータ（各年齢層に属する個体の割合、体長の平均値および標準偏差）を推定する方法である。全長組成の解析から得た年齢組成および先述の再生産に係る既往知見を基にコホート生命表を作成する。

(4) シミュレーション

(i) 生残率の変動

安定年齢構成は l_j 、 m_j が十分な期間一定である場合に得られる（Begon et al., 2003）。しかし、野外個体群においては、それらは変動していると考えの方が自然である。十分なデータが揃わないことによる不確かさを補う上でもできる限り変動を考慮に入れることが望ましい。とくに、ネットワーク化による新たな利用可能生息地における個体群動態を考えていく上ではそうした変動を考慮するのが適当と考えられる。そこで、安定年齢構成による検討対象は個体の安定的供給源と位置づけ、以下で実行するシミュレーションの対象は新たな利用可能生息地と位置づける。そして、シミュレーションにおいては、生残率に変動を与えて個体群動態を予測し、その結果を基に r の値について検討する。

生残率に与える変動の程度については、野外の魚類個体群に関する幾つかの貴重な知見がみられるイワナ属

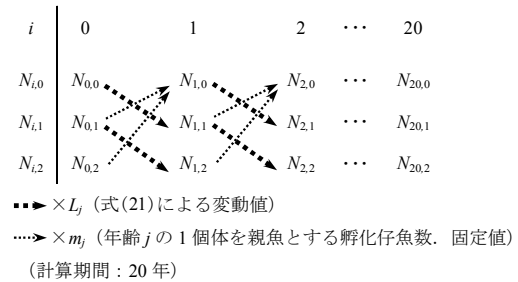


Fig.18 シミュレーションにおける個体数の計算手順
Calculation procedure for fluctuation of population

Salvelinus spp.を参考にする。そして、生残率に変動を与えたモンテカルロシミュレーション（以下、「シミュレーション」）を行うことで生残率の変動を考慮する。シミュレーションにおける個体数の計算手順は Fig. 18 のとおりで、図中の L_j は式(20)で表される生残率を意味し、同一のコホートに対しては、 L_1 は l_1 に等しく、 L_2 は l_2/l_1 に等しい関係である。

$$L_j = N_{t,j} / N_{t-1,j-1} \quad (20)$$

イワナ属の生残率に関して、とくに L_1 の参考となる知見としては、小野寺（2004）が、発眼卵放流試験から、孵化個体数に対する魚体重 1g 以上の生残率が 1.7%、他の例として孵化後 5 ヶ月での生残率が、福島県で 2.4%、滋賀県で 0.48%、4.7%（2 つの値が列記されていることについて、その理由の分かる記述はない）であったことを報告している。中村・土居（2009）は、2005 年放流群および 2006 年放流群の調査から、1 月に発眼卵放流された個体の 11 月における生残率を 3.5%、5.6%であったことを報告している。このほか、斎藤（1975）が、長野県旧木曾福島町（現木曾町）児野沢における 1963～1973 年の間の年 2 回の調査から、年齢間の個体数関係（卵を含む）を各年毎に図示しているので、それらの図を基に、 L_1 を求めたところ、0.33～4.4%であった。このようにみえてくると、 L_1 の変動の範囲は、最大値と最小値の比で 10 の範囲と見積もっても大きな問題はないと考えられる。 L_2 については、知見は少ないが、斎藤（1975）の図から 32～86%が得られるので、 L_1 の場合と同様に、その変動の範囲は、最大値と最小値の比で 3 の範囲と見積もることとした。

そして、これらの比がタモロコの場合にも同様と仮定し、 L_j に変動を与え、個体数の経時変動（個体群動態）についてシミュレーションを実行する（Fig. 18）。シミュレーションにおける L_j は次のように与える。まず、安定年齢構成の仮定から求まる L_j に考察を加えてその最小値を決定する。次に、その最小値と先述の比を基にその最大値を決定する。そして、式(21)により得られる値を用いる。

$$L_j = L_{j \min} + X \times (L_{j \max} - L_{j \min}) \quad (21)$$

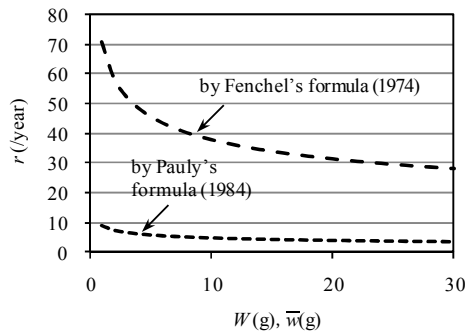


Fig.19 指数回帰式による r の算出値
Calculated values of r by exponential regression equations

ここに、 X は一様乱数 (区間 $[0, 1]$)、 $L_{j \min}$ は L_j の変動範囲における最小値、 $L_{j \max}$ は同最大値 ($j=1$ のとき、 $10 \times L_{1 \min}$ 、 $j=2$ のとき、 $3 \times L_{2 \min}$) である。

(ii) ネットワーク化シナリオとシミュレーション

シミュレーションの実行に際しては、ネットワークモデルの開発、運用の目的を意識し、ある分断点のネットワーク化により、その上流側の生息地を新たに利用可能とする、というシナリオの下、そこにおける個体群がどのような動態を示すか、という視点に立つ。簡単のため、そこに予め生息する個体はいない、進入してくる個体 (以下、「進入個体」) は毎年一定数で移出はない、個体群成長は密度独立である、という条件をおく。そして、進入個体は全て Age-1 であるとして、式(22)のようにしてそれを計算手順 (Fig. 18) に組み入れる。

$$N_{i,1} = L_1 \times N_{i-1,0} + N_{im} \quad (i \geq 1) \quad (22)$$

ここに、 N_{im} は進入個体数で、 $N_{0,1} = N_{im}$ とする。

N_{im} には、case-1 : 10 個体、case-2 : 100 個体を与えてシミュレーションを実行する。各々、遡上率の低い魚道、遡上率の高い魚道、によるネットワーク化と位置づけるものである。そして、各々計算期間を 20 年、試行回数を 1,000 回とするシミュレーションを実行し、その結果から式(23)により、期間ごとの自然増加率 (以下、「transitional_r」) を算出する。

$$\text{transitional_r} = \ln \left(\frac{\sum_{j=1}^2 N_{i,j}}{\sum_{j=1}^2 N_{0,j}} \right) / i \quad (23)$$

d 結果および考察

(i) 指数回帰式

Fenchel (1974)、Pauly (1984) による回帰式 (式(11)、(12)) を $1 \sim 30(\text{g})$ の範囲に適用した場合、得られる r は各々 27.93~70.87、3.77~9.13 である (Fig. 19)。このとき、 e^r は前者で 1 兆超へ、後者で 43.38~である。前者は、例えば、2 個体が翌年には 2 兆個体以上に成長することを示し、ネットワークモデルに用いるにはあまりに過大である。後者は、式(13)の W_{\max} および W_m に各々、既往知見 (中村, 1969) から 24.4(g)、1.7(g)を与えたときの e^r

は約 100 で、前者に較べれば現実的感覚に近いもののネットワークモデルに用いるには未だ過大である可能性が高い。そこで、トラップ調査による水田-水路間の魚類の移動に関する既往知見を参考にさらに検討する。

再生産が専ら水田で行われるとして、皆川ら (2006)、皆川・千賀 (2007) における、水田への進入個体数、水田からの脱出個体数の比をみる。水田毎にその比は異なり、1~57 程度の値 (中央値は約 2) が得られるので、 $\ln 57$ を r と考えて求めると約 4 を得る。Pauly (1984) の回帰式から得た値に近いが、これは比の最大値を用いたもので、また、脱出個体が全て翌年まで生残することが条件である。したがって、妥当な値の範囲は少なくとも 4 以下とみるべきである。同様に、比の中央値の 2 を用いた場合、 $\ln 2$ は約 0.7 である。以上、指数回帰式を基に算出される r は、この場合 Pauly (1984) の回帰式の方が現実的感覚に近いものの、ネットワークモデルへの適用は難しいと考えられる。

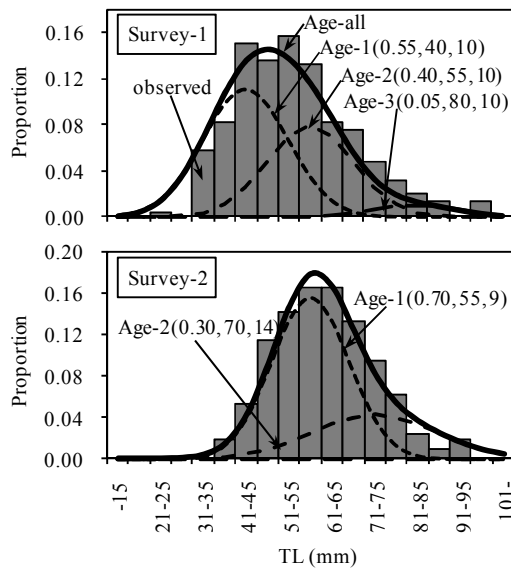
(ii) 安定年齢構成の仮定による計算条件の検討

調査 1、調査 2 における採捕個体の全長組成および全長組成解析において与えた初期条件を Fig. 20 に、解析結果を Fig. 21 に示す。初期条件は調査結果にできるだけあてはまりの良いよう任意に設定したもので、初期条件自体および結果の解釈には次のように注意が必要と考えられる。すなわち、産卵期に漁獲される個体の大部分が満 1 年魚と推定されたという知見 (中村, 1969) を踏まえると、初期条件および解析結果における 1 歳魚 (以下、「Age-1」)、2 歳魚 (以下、「Age-2」) は、その理由は定かでないが、実はともに Age-1 であるのかも知れない。なお、Age-1、Age-2 とも、各々に属する個体が産卵期まで生残することを仮定して呼称したものである。

そこで、以下では二通りの場合について検討する。すなわち、解析結果 (Fig. 21) を採用した場合 (以下、「case-A」)、および、中村 (1969) を参考に Age-1 と Age-2 の境界を 90mm に設定し、それ未満を Age-1、それ以上を Age-2 とした場合 (以下、「case-B」) である。case-B の場合、この 90mm という多少大きめかも知れない境界値は l_2 を厳しくする方向に働くものと予測される。

何れの case でも安定年齢構成を仮定して (式(14)、(15)、任意の $N_{0,0}$ (1,000~35,000 の範囲で 1,000 刻みの値) を与えてコホート生命表 (Table 20 に例示) を作成し、 l_1 、 l_2 および r を算出した (式(16)~(19)。Fig. 22、Fig. 23)。図は各々、横軸が $N_{0,0}$ を、縦第 1 軸が l_1 および l_2 を、縦第 2 軸が r を示す。図をみると、 $N_{0,0}$ の増加とともに急激に r が減少すること、case-A と case-B では算出される r が異なることが分かる。以下、case 別にみていく。

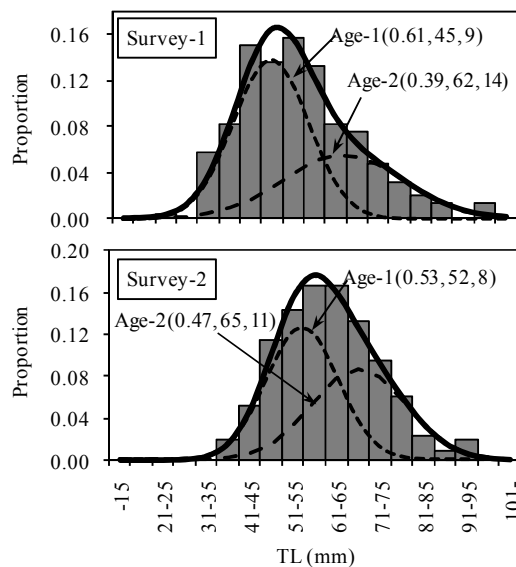
case-A では $l_1 > l_2$ を条件に $N_{0,0}$ の範囲の絞り込みが可能で、調査 1 と調査 2 で各々、 $N_{0,0} > 21,000$ 、 $N_{0,0} > 20,000$ となる。また、この個体群が新たな生息地への個体の供給源となる安定した個体群だと仮定して、 $r \geq 0$ を条件とすると、各々 $N_{0,0} < 32,000$ 、 $N_{0,0} < 24,000$ となる。調査 2



Note) Numbers in brackets mean Proportion, Average and SD

Fig.20 全長組成と解析における初期条件

Total length frequency data and initial conditions to analyze total length frequency



Note) Numbers in brackets mean Proportion, Average and SD

Fig.21 全長組成の解析結果
Results of analyzing total length frequency

は、産卵期直前に実施され、調査1よりも妥当な値の算出に資すると考えられることから、調査2を用いることとすると、case-Aの場合、 $N_{0,0}$ として、およそ20,000～24,000程の値が期待される。このとき、 L_1 、 L_2 はTable 21に示す範囲にある。

一方、case-Bでは、調査1、調査2ともに、case-Aのように $N_{0,0}$ をある程度狭い範囲に絞り込むことはできず、 $r \geq 0$ を条件とした場合、各々3,000～33,000、2,000～24,000となる。case-Aの場合と同様に調査2を用いることとすると、case-Bの場合、 L_1 、 L_2 はTable 21に示す範囲にある。

以下のシミュレーションで、ネットワーク化により新

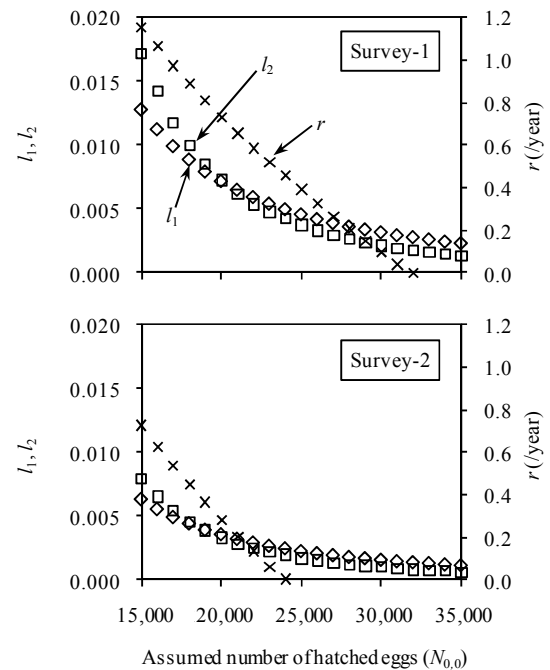


Fig.22 安定年齢構成の仮定による l_1 、 l_2 、 r の算出 (case-A)
Calculated values of l_1 , l_2 and r , on supposition of stable age distribution (case-A)

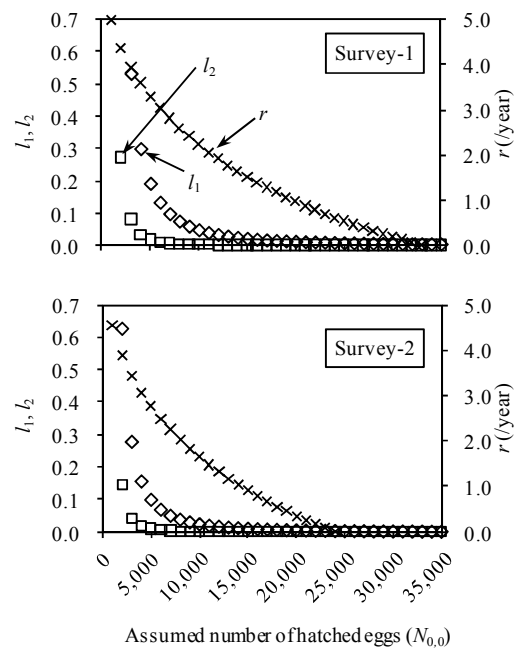


Fig.23 安定年齢構成の仮定による l_1 、 l_2 、 r の算出 (case-B)
Calculated values of l_1 , l_2 and r , on supposition of stable age distribution (case-B)

Table 21 安定年齢構成を仮定した場合の L_1 、 L_2 (調査2)
 L_1 , L_2 under supposition of stable age structure (Survey-2)

	case-A		case-B	
	Min	Max	Min	Max
$N_{0,0}$	20,000	24,000	2,000	24,000
L_1	<u>0.0025</u>	0.0036	0.0043	0.6270
L_2	0.7966	0.9296	<u>0.0136</u>	0.2305

注) 下線部は L_1 、 L_2 の各最小値を示す。

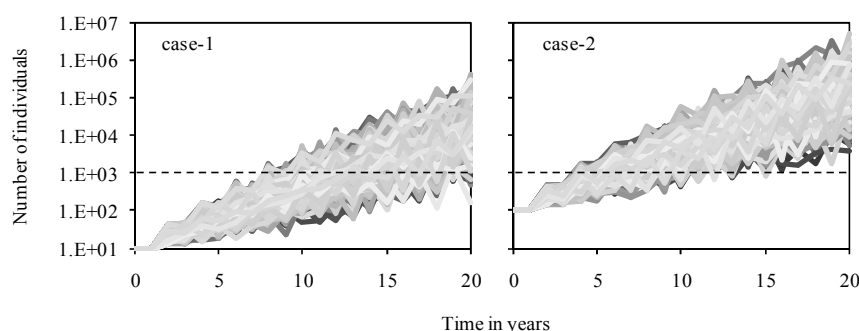


Fig.24 シミュレーション結果 (横軸：時間、縦軸：個体数)

Results of simulation (x-axis: time, y-axis: number of individuals)

たな生息地に進入した個体群の成長を表現する際に何れの case を用いるのが適当かは不明であるが、個体の生残を最も難しくする、すなわち、最も厳しい L_1 は case-A で、同 L_2 は case-B で得られる (Table 21 の下線部)。そこで、これらの値をシミュレーションにおける計算条件として、 $L_{j\min}$ (式(21)) に与える。

(iii) シミュレーション

図示の都合上 (Microsoft Excel によるグラフ表示の仕様)、シミュレーション結果の一部 (255 回分) を Fig. 24 に示す。図は、横軸が時間軸で、縦軸が個体数 ($\sum_{j=1}^2 N_{i,j}$) である。0~1 年目にかけてはほぼ横ばいであるという特徴および 1~20 年目にかけては緩やかな右肩上がりの指数成長をする傾向がみられる。

1 つめの特徴は、0 年目の進入個体は $N_{1,0}$ に寄与するものの $N_{1,2}$ として残る確率が低く、残ったとしてもごく僅かであること、 $N_{0,0}$ が 0 のため $N_{1,1}$ は 1 年目の進入個体のみとなること等に影響を受けたと考えられる。ここでは、各年の進入個体は翌年の孵化仔魚数に寄与するという立場をとっている。これは、第Ⅲ章に述べた移動モデルにおいては日常的な移動をモデル化しており、このような日常的移動の中で進入してくる個体を意識したことによる。仮に、進入個体を産卵遡上する個体と位置づけるのであれば、例えば、 $N_{i,0}$ に寄与するのは $N_{i,1}$ と $N_{i,2}$ であるというように、計算手順に変更を加えることも考えられる。ただし、本シミュレーションの目的は、ネットワークモデルにおける r の設定値を検討することで、個体群成長の立ち上がり時間の遅れやその対処方法を議論することではない。したがって、ここでは、次の 2 つめの指数成長の傾向について議論を進める。

指数成長の傾向自体は、密度独立を条件としたことから、ごく自然な結果といえる。また、式(22)により進入個体数を設定したことから、これも自然な結果であるが、case 間に平均的な傾き、すなわち平均的な増加率にほとんど差がないこと (後述) は、進入個体数の大小が増加率に影響しないことを示している。このことは水域のネットワーク化において一つの重要な示唆を含む。

Fig. 24 の鎖線は個体数 1,000 を示している。例えば、この 1,000 個体という個体数を個体群再生の目標としよ

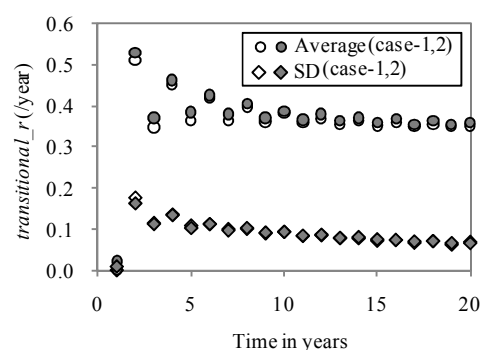


Fig.25 シミュレーション結果を基に式(23)から算出した $transitional_r$

Calculated values of $transitional_r$ by equation (23), based on results of simulations

う。図は、case-1 では 1,000 個体に到達するのに 8~20 年程、case-2 では 4~14 年程を要することを示している。仮に両 case とも最短期間で 1,000 個体に到達するとして、その差は 4 年である。このことは、case-2 で想定した遡上率の高い魚道を整備するには 5 年以上待たなければならない、といった状況があるとすれば、case-1 で想定した遡上率の低い魚道を早急に整備する方がより早期に個体群再生できる可能性がある、といった場面のあり得ることを示唆する。個体群モデルは、こうした定量的予測に基づく対応策の検討を可能とする。なお、ここに示した結果は、幾つかの仮定の下、試行的に実行したシミュレーション結果であり、シミュレーション結果は設定するシナリオや計算条件等に依存することに十分に注意を要する必要がある。

シミュレーション結果を基に、式(23)により算出した $transitional_r$ の平均値と標準偏差を Fig. 25 に示す。図には、前述のように case 間の差はほとんどみられず、数年目まで $transitional_r$ の平均値の振動がみられる。進入個体の年齢構成 (Age-1 のみに設定) の影響が、ある程度の個体数に達するまでは強くはたらくことなどに起因すると推察される。一方、 $transitional_r$ の平均値の収束は、年齢構成がほぼ安定的な状態に到達したことを示唆する。振動は 10 年目を過ぎる頃にはごく僅かとなり収束したとみて良いであろう。このとき $transitional_r$ の平均値はおおよそ 0.36 ($e^{0.36}$ は 1.43) 前後である。ネットワークモ

デルにおいて、厳しめの予測を行うための平均的 r として、この収束時の *transitional_r* 程度の値を用いることに大きな問題は無いと考えられる。ただし、計算期間の長短に応じて r の変動幅（この場合 SD を想定。Fig. 25）を設定する必要があると考えられる。

3 環境収容力 K

環境収容力 K は、 r の検討データを得るために実施した魚類採捕調査（第2節第c項（3））のうち、調査2における個体数密度データを基に設定した。調査2を採用したのは、 r を検討したのと同じ調査とするためである。同調査では計15区間を設けているので（Fig. 17）、区間毎の個体数密度を求めてそのうちの最高個体数密度（1.696 個体/m²）を K の算定基とし、ある生息場における K の値は、その面積（m²）に1.696（個体/m²）を乗じた値とすることとした。なお、個体数密度や K には生息環境が関係することが予測されるが、未だその検討過程にあり（例えば、小出水ら、2005a；竹村ら、2011）、環境に応じた K の設定は今後の課題とし、暫定的に上記の値を算定基とするものである。

4 ネットワークモデル

a 基礎情報

これまでに、ネットワークモデルの開発に必要な移動モデルおよび個体群生態学的パラメータを準備してきた。残る課題は、生息地としての水路の表現方法、水域の分断点やその改善（ネットワーク化）レベルの表現方法である。概要を下記に述べ、その詳細は次項以降で述べる。

ネットワークモデルでは、1次元の開水路水理モデル（例えば、吉野ら、1993）を参考にメッシュ分割を用い、個々のメッシュを1つの生息地と捉え、各々において、ロジスティック型増殖モデル（式(24)）を用いることとした。

$$N_{i,t+1} = [1 + r_{i,t}(1 - N_{i,t}/K)] N_{i,t} \quad (24)$$

ここに、添字 i はメッシュ番号（後述）、添字 t は時刻（年）、 N は個体数、 r は自然増加率、 K は環境収容力である。 $r_{i,t}$ には平均0.36、標準偏差0.21の正規乱数を、 K には1.696/m²にメッシュの面積（m²）を乗じた値を用いた。これらの値は再生産直前の、最も個体数が減少していると考えられる時期の値である。

メッシュ間の個体の移動を表現するための移動モデルには、「定住型個体」に平均0m、標準偏差150mの正規乱数を、「移動型個体」に平均0m、標準偏差325mの正規乱数を用いた。移動型個体の存在率 a には、前章および Gerking (1959)、守山ら (2008)、西田 (2009) を参考に0.25を用いた。

b メッシュ間の移動性

前述のとおり、ネットワークモデルでは複数に分割さ

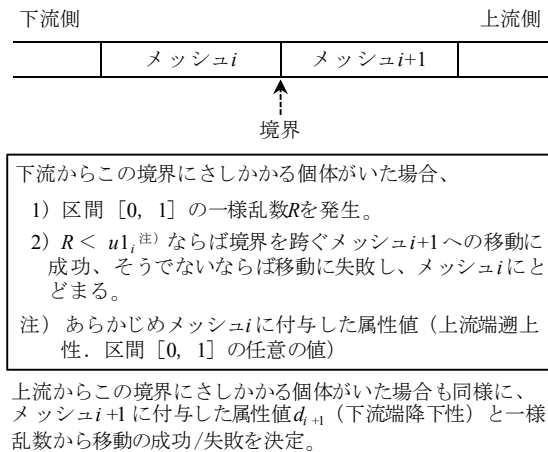


Fig.26 メッシュ間の境界を跨ぐ移動の成功/失敗の決定
Method to determine if movement of an individual over a boundary between mesh elements is successful

れたメッシュによって水路を表現する。したがって、あるメッシュとそれに隣接するメッシュの間には境界が存在する。そこで、計算機上に発生させた個体が境界にさしかかった際には、そこを跨ぐ移動の成否を次のように決定することとした。

Fig. 26 はメッシュ番号 i およびその上流側に隣接するメッシュ番号 $i+1$ のメッシュとその境界を示している。下流（メッシュ i ）から境界にさしかかる個体があった場合、一様乱数 R （区間 $[0, 1]$ ）を発生させ、 R が、あらかじめメッシュ i に付与された属性値、上流端遡上性 $u1_i$ （区間 $[0, 1]$ ）未満であれば境界を跨ぐメッシュ $i+1$ への移動に成功、 $u1_i$ 以上であれば移動に失敗しメッシュ i にとどまるものとした（Fig. 26）。

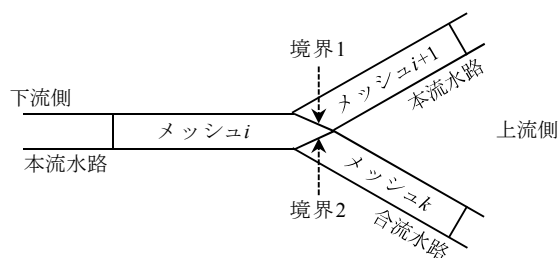
したがって、遡上不可能な水域の分断点は $u1_i$ の値を0とすることで表現できる。上流（メッシュ $i+1$ ）から境界にさしかかる個体があった場合についてもプログラム上は同様とした（メッシュ $i+1$ に属性「下流端降下性 d_{i+1} 」を付与）。ただし、降下移動に対する分断点の影響については知見不足のためここでは全てその属性値を1とした。

c 合流水路の表現

本項では合流水路の表現方法を述べる。合流部は計3つのメッシュで構成され、そこにはメッシュ i と $i+1$ の境界、メッシュ i と k の境界がある（Fig. 27）。各々上流側からの降下については前節同様の扱いとした。課題は下流側からの遡上で、メッシュ $i+1$ に向かうのか、あるいは、メッシュ k に向かうのか、選択肢が生じることである。ここではその選択はランダムに同程度生じるものとし、その都度発生させた一様乱数 R' （区間 $[0, 1]$ ）が0.5未満であるか、0.5以上であるかにより決定した。選択後の移動の成否は前節同様の計算処理によって決定した。メッシュ i には上流端遡上性 $u1_i$ のほか、合流水路方向への上流端遡上性 $u2_i$ を属性値として与えた。

d 計算手順

ネットワークモデルは乱数を利用するため同一の計算



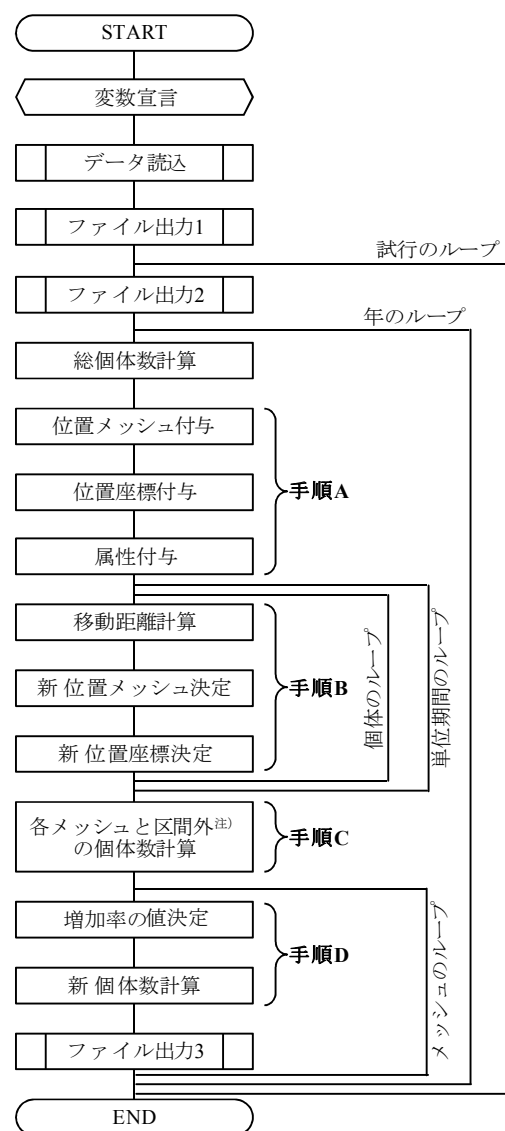
- メッシュ*i*より上流へ遡上しようとする個体は、一様乱数 R' (区間 $[0, 1]$) が、0.5未満であれば本流水路方向を、0.5以上であれば合流水路方向を選択する。その移動の成否の決定はFig.26に同じ。
- 上流から境界1あるいは境界2にさしかかった個体の移動の成否は、Fig.26に同じ。

Fig.27 水路の合流部の表現
Expression of the junction of two canals

条件であっても試行の度に結果は異なる。ここでは、1つの計算条件 (以下、「ケース」) に対して各 1,000 回の試行を行うこととした。また、サブモデルである移動モデルは 50 日間を 1 単位期間とすることから、1 年を 7 単位期間に分割した。ネットワークモデルの計算フローを Fig. 28 に示し、以下で解説する。

計算機には水路を構成するメッシュの情報および各メッシュの初期個体数等を与える (Table 22、Fig. 28「データ読込」)。初期条件は「ファイル出力 1」 (Fig. 28) により内容を確認することができる。1 回の試行における計算手順は以下のとおりである。

各個体には、まず、その個体が位置するメッシュ番号、位置座標 (位置するメッシュの中心座標 (Table 22))、その個体が定住型か移動型かの属性を与える (Fig. 28「手順 A」)。次に、1 個体毎に、1 単位期間経過後にその個体が新しく位置するメッシュを決定するとともに、そのメッシュの中心座標を新しい位置座標とする (Fig. 28「手順 B」)。なお、その際、移動距離範囲内においてはメッシュ間境界に到達する度にその境界を跨ぎ移動の成否が決定される (Fig. 26、27)。そして、手順 B を繰り返し、7 単位期間 (1 年) 経過後に各個体が位置するメッシュを決定した後、各メッシュの個体数を計算する (Fig. 28「手順 C」)。各メッシュの個体数を式(24)の $N_{i,t}$ として再生産後の個体数 $N_{i,t+1}$ を計算する (Fig. 28「手順 D」)。このと



注) 本文第IV章第4節d項を参照
Fig.28 計算フローの概要
Schematic of Flow computation

き、 K を設定するためのメッシュの面積は、メッシュの延長、すなわち当該メッシュの上流端座標から同下流端座標を減じた値にメッシュ幅を乗じた値として求められる。また、 $r_{i,t}$ は先述の正規乱数 (平均 0.36、標準偏差 0.21) で与えられる。「ファイル出力 2」と「ファイル出力 3」における出力データはリスト形式として試行番号、年、

Table 22 メッシュ*i*の属性リスト
List of attributes of mesh-*i*

変数	内容
メッシュ番号 (<i>i</i>)	
上流側メッシュ番号1	当該メッシュの上流側に隣接するメッシュの番号
上流側メッシュ番号2	当該メッシュの上流側に隣接するメッシュの番号 (合流水路用)
下流側メッシュ番号	当該メッシュの下流側に隣接するメッシュの番号
上流側遡上性1 ($u1_i$)	当該メッシュから上流側メッシュ番号1のメッシュへの移動性 (区間[0,1]の任意の値を付与)
上流側遡上性2 ($u2_i$)	当該メッシュから上流側メッシュ番号2のメッシュへの移動性 (区間[0,1]の任意の値を付与)
下流側降下性 (d_i)	当該メッシュから下流側メッシュ番号のメッシュへの移動性 (区間[0,1]の任意の値を付与)
上流端座標	計算対象水路の下流端を0, 上流方向を正とするときの当該メッシュの上流端の座標 (m)
下流端座標	計算対象水路の下流端を0, 上流方向を正とするときの当該メッシュの下流端の座標 (m)
メッシュ幅	当該メッシュの幅 (水路幅)
初期個体数	当該メッシュ内の初期個体数

注) 変数列の括弧内はFig.26、27および本文参照。また、各変数には必要に応じてダミー変数を付与。

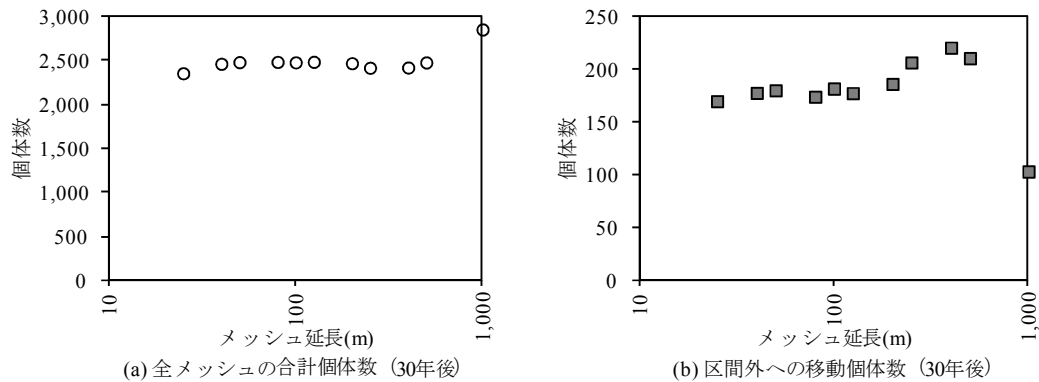


Fig.29 メッシュ延長の検討
Examination of length of meshes

メッシュ番号、個体数を順に出力させる。計算期間として与えられた年数分の計算を終えたならば終了、そうでなければ手順 A に戻る。

個体毎の位置座標をメッシュの中心座標で置換する（手順 A、B）のは計算手順の単純化のためである。なお、最上流（合流水路を含む）のメッシュよりも上流への移動は認めず、その場合最上流のメッシュにとどまるものとした。手順 D では実数の発生を伴うため四捨五入により $N_{i,t+1}$ を整数値化した。計算には農林水産研究情報総合センター科学技術計算システムのインテル Fortran コンパイラ ver.11.0 および高速クラスタ演算システムを利用した。

e メッシュ延長の検討

ネットワークモデルにおける計算手順は前項のとおりであるが、水路をメッシュ分割する際のメッシュ延長が計算結果に与える影響は明らかではない。1 次元の開水路水理モデルの場合、計算が実際の水理現象の伝達に遅れないよう、設定する dt および dx が満たすべき関係式による制限がある（吉野ら, 1993。 dt は時間差分、 dx はメッシュ延長）。ネットワークモデルにおいて、これと同様の制限を設けるべきか否か、設ける場合には関係式をいかに設けるのかは課題である。

ここでは、そもそもメッシュ延長が計算結果に与える影響が不明であることから、延長 2km の 1 本の仮想水路を対象に、メッシュ延長の異なる 11 ケースの計算を行い、結果を相互比較することとした。設けた 11 ケースのメッシュ延長は 25、40、50、80、100、125、200、250、400、500、1,000m である。したがって、メッシュ数は同順に 80、50、40、25、20、16、10、8、5、4、2 である。メッシュ延長およびメッシュ数以外の計算条件は全て等しくし、初期条件として各メッシュには延長 1m あたり 1 個体となる個体数を与えた。また、仮想水路内における移動障害は無いものとした（全ての u_{1i} および $d_{i+1}=1$ ）。なお、最下流のメッシュよりも下流からの遡上はないものとし、最下流のメッシュよりも下流移動する個体は区間外への移動個体として計数した（Fig. 28「手順 C」）。

各ケース 1,000 回の試行結果に基づく、全メッシュの

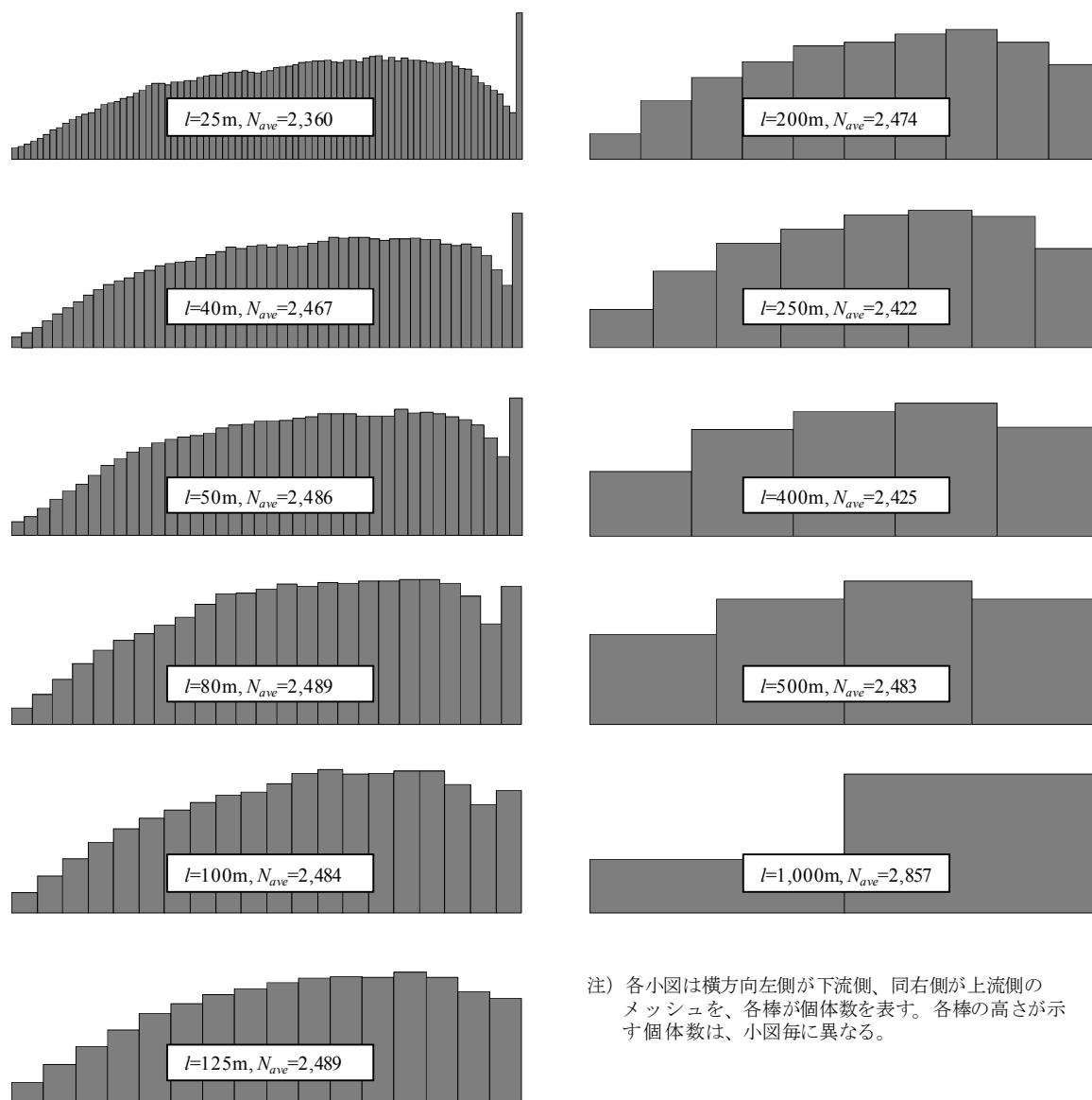
合計個体数および区間外への移動個体数を各々平均して Fig. 29 に示す。図は、何れも平均値が収束した 30 年後の結果を示している。横軸は対数表示としている。まず、Fig. 29 (a) をみると、メッシュ延長が 25~500m の範囲では、25m でやや少ないものの大きな差はみられない。次に Fig. 29 (b) をみると、メッシュ延長が 25~200m の範囲で僅かに右肩上がりの傾向がみられるが、差は小さい。250~500m の範囲ではやや強めの右肩上がりの傾向を示し、1,000m では急激に減少している。Fig. 29 (a)、(b) を通して考察すると、およそ 25~200m の範囲ではこの仮想水路を総体（全メッシュ）として見る限り影響は大きくはなさそうである。

Fig. 30 は、各ケースにおける 30 年後の各メッシュへの個体分布状態（平均）を示している。各小図は、横方向左から右に向かって順に下流から上流のメッシュを示す。縦方向は個体数であるが、各棒の高さが示す個体数は、小図毎に異なる。図をみると、メッシュ延長 (l) が 25~50m の範囲では最上流メッシュへの個体の偏りが目立つ。その偏りは 80~500m の範囲では目立たなくなるか、あるいはなくなる。1,000m はメッシュ数 2 と僅かなため考察対象外とすると、およそ 80~125m 程の範囲を境に分布傾向に差が生じるようである。どちらの傾向がより現実的であるかは不明であるが、この境となる範囲でのメッシュ延長の選択は、計算結果に与える影響の軽減に資すると考えられる。

以上の結果を踏まえて、以降では設定メッシュ延長を 100m とする。

f シミュレーションケース

1 つの分断点をもつ本流水路および合流部に分断点をもつ 1 本の合流水路から構成される水路系を仮想した（Fig. 31）。延長 3km の本流水路は各延長 100m のメッシュ 01~30 で表す。本流水路における分断点（以下、「分断点 1」）はメッシュ 20、21 の境界とした。延長 1km の合流水路は座標原点（メッシュ 01 の下流端）から上流 1km 地点で本流水路に合流する。合流水路は各延長 100m のメッシュ 31~40 で表し、メッシュ 10、31 の境界に分断点が在るものとした（以下、「分断点 2」）。この仮想水



注) 各小図は横方向左側が下流側、同右側が上流側のメッシュを、各棒が個体数を表す。各棒の高さが示す個体数は、小図毎に異なる。

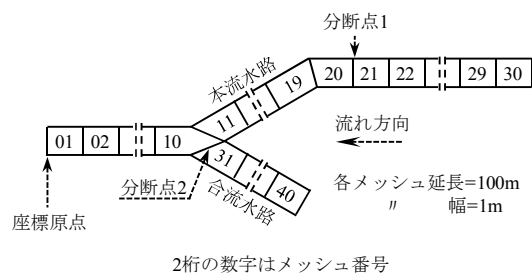
Fig.30 各メッシュへの個体分布
Examination of length of meshes

路系を対象に、分断点 1、2 の遡上性を様々としたシミュレーションを行った。

シミュレーションでは 2 種類のケース設定を行った。1 つは改善前、1 つは改善後である。前者は、後者の初期条件決定のために実行したものである。以下で前者、後者の順に説明する。

改善前は、分断点 1、2 とも遡上不可能な分断点であることを想定した (Table 23 (1) のケース 101 ($u_{120}=0.00$ 、 $u_{210}=0.00$))。その他の境界における上流端遡上性は全て 1.00 とした。下流端降下性 $d_1 \sim d_{40}$ は全て 1.00 とし、下流移動は常に自由とした。メッシュ 01 よりも下流移動する個体は区間外への移動個体として計数した (Fig. 28「手順 C」)。メッシュ 01 より下流からの遡上はないものとした。

任意の初期条件としてメッシュ 01~20 には各個体数 100、メッシュ 21~40 には各個体数 0 を与えてシミュレ



2桁の数字はメッシュ番号

Fig.31 仮想水路
Hypothetical canal schematic

ーションを行った。用いた自然増加率 r は平均 0.36 と小さいので、各メッシュの平均個体数 ($n=1,000$) は次第に収束すると考えられる (巖佐, 1998)。実際、前項メッシュ延長の検討においても、この傾向を確認できた。この収束時の各メッシュへの分布が改善前の分布と考え、改善後のシミュレーションにおける初期条件として用いた。

Table 23 各シミュレーションのケース名称
Name and attributes of each simulation case

(1) 合流地点が座標原点から1km上流の場合

		u_{120} の値 (分断点1)				
		0.00	0.25	0.50	0.75	1.00
u_{210} の値 (分断点2)	0.00	101 ^{注)}	102	103	104	105
	0.25	106	107	108	109	110
	0.50	111	112	113	114	115
	0.75	116	117	118	119	120
	1.00	121	122	123	124	125

(2) 合流地点が座標原点から0.5km上流の場合

		u_{120} の値 (分断点1)				
		0.00	0.25	0.50	0.75	1.00
u_{205} の値 (分断点2)	0.00	001 ^{注)}	002	003	004	005
	0.25	006	007	008	009	010
	0.50	011	012	013	014	015
	0.75	016	017	018	019	020
	1.00	021	022	023	024	025

(3) 合流地点が座標原点から1.5km上流の場合

		u_{120} の値 (分断点1)				
		0.00	0.25	0.50	0.75	1.00
u_{215} の値 (分断点2)	0.00	201 ^{注)}	202	203	204	205
	0.25	206	207	208	209	210
	0.50	211	212	213	214	215
	0.75	216	217	218	219	220
	1.00	221	222	223	224	225

注) ケース101、001、201は各々他のケースにおける初期条件設定のためのケースである (本文参照)

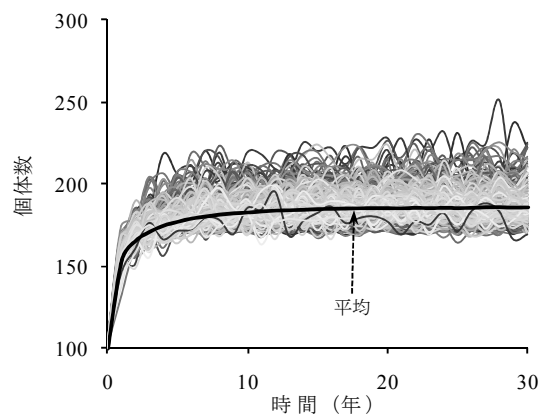


Fig.32 ケース 101 におけるメッシュ 10 の個体数
Numbers of individuals in mesh-10 for simulation-case 101

改善後の状態としては、分断点 1、2 の各分断点の遡上性が 0.25 刻みで改善された場合についてシミュレーションを実行した。以下、各シミュレーションケースの名称を **Table 23** (1) のとおりとする。

また、合流地点の位置の違いによる影響をみるため、合流地点が座標原点から 0.5km 地点 (メッシュ 05 にメッシュ 06、31 が隣接) である場合、1.5km 地点 (メッシュ 15 にメッシュ 16、31 が隣接) である場合についても同様のシミュレーションを実行した。各ケースの名称は **Table 23** (2)、(3) のとおりとする。

g 結果および考察

(1) 改善前 (ケース 101、001、201。初期条件の検討)

数年～十数年後には各メッシュの平均個体数はほぼ収束した。一例を **Fig. 32** に示す。図をみると、平均個体数

がほぼ収束する一方、試行間には差がみられる。

Fig. 33 に 30 年後における各メッシュの平均個体数、標準偏差、変動係数を示す。変動係数は一部のメッシュで大きい、過半で 0.15 未満を示し、総じてバラツキは小さい～普通といえる (新城, 1986)。そこで、改善後のシミュレーション (2) 目には、**Fig. 33** の平均個体数を四捨五入により整数値化して用いることとした。

3 ケース (**Fig. 33**) を較べると、合流地点の位置の違いが分布に影響を与えている。すなわち、合流地点の下流では、合流地点に近いほど個体数が多くなる傾向がみられる。合流水路への遡上に失敗した個体は合流地点直下流のメッシュにとどまるとした計算処理の影響と考えられる。

Fig. 34 は 30 年後におけるメッシュ 01～20 の合計個体数の平均、標準偏差である。これら 3 ケースの間では、各メッシュへの分布の違いはあるが、合計個体数の差は大きくない。各メッシュの環境収容力 K に同じ値を与えたこと、および、各ケースの生息場面積に差がないことによると考えられる。

合流地点の位置は、合流水路が分断されていたとしても分布に影響する可能性があること、一方、ここで仮想した範囲においては、合計個体数に大きな差のないことが示唆された。ただし、以上の結果は本節前半に述べたとおりの計算処理による。その妥当性等は今後議論を深めていく必要がある。

(2) 改善後

Fig. 35 は計算結果の一例で、ケース 113 ($u_{120}=0.50$ 、 $u_{210}=0.50$) における各メッシュの平均個体数の推移である。原点から始まる曲線がメッシュ 21～40 の推移を示している。図をみると、それら新たな生息地における個体数の増加に加えて、初期に低下がみられるものの、従前からの生息地であるメッシュ 01～20 の個体数が従前の個体数を上回るように推移している。ネットワーク化による生息場面積の拡大が個体数の増加につながっており、生息空間はなるべく広い方が良いという見解に一致する (Diamond, 1975; 日本生態系協会, 1994)。

Fig. 36 上はケース 107 ($u_{120}=0.25$ 、 $u_{210}=0.25$)、下はケース 125 ($u_{120}=1.00$ 、 $u_{210}=1.00$) における全メッシュの合計個体数の推移である。両ケース間に生息場面積の差はないが、分断点における遡上性改善レベルの違いによる差が生じている。すなわち、合計個体数の推移やほぼ収束した時点の合計個体数に差が生じていることなどが分かる。このように、合計個体数の推移にはケース間で差が生じている。(3) 目では、合計個体数の推移を用いて遡上性改善効果を予測、評価する方法について考察する。

(3) ケース間比較

合計個体数は、全てのケースで 30 年後にはほぼ収束した。**Table 24** (1)～(3) は各々において、初期条件における合計個体数 (**Fig. 34**) を 100 に基準化したときの、30

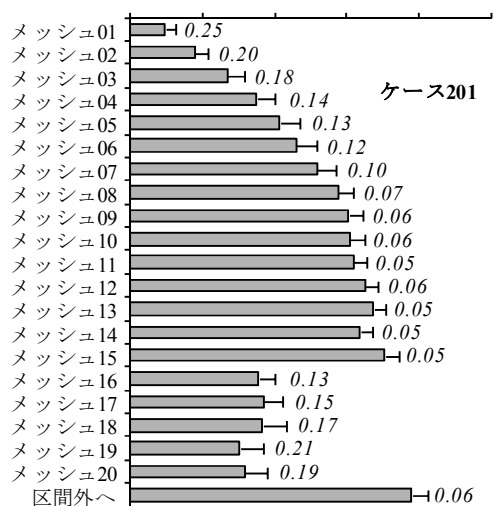
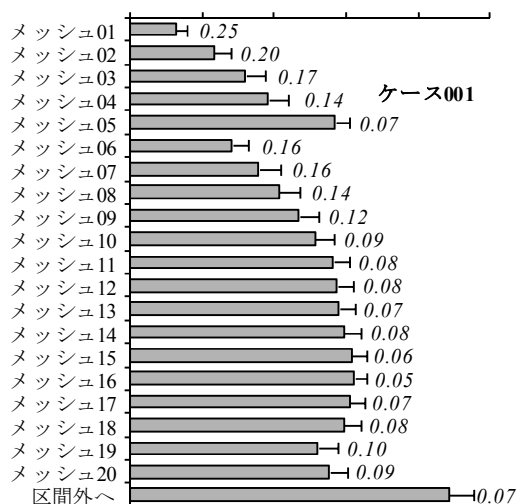
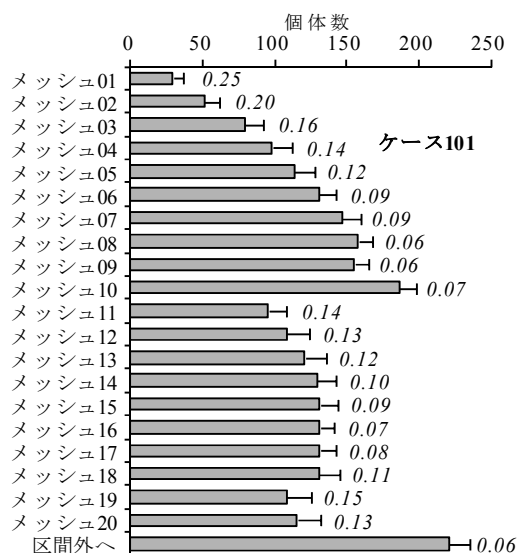


Fig.33 30年後の各メッシュの平均個体数(エラーバーは標準偏差。斜体数字は変動係数)

Average numbers of individuals of each mesh element the end of a 30 year simulation (Error bars indicate standard deviations. Italic numbers indicate coefficients of variation)

年後の合計個体数を示している。改善レベルの高いほどより高い効果が期待されるものの、効果は改善レベルの

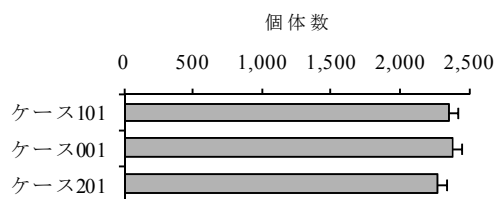
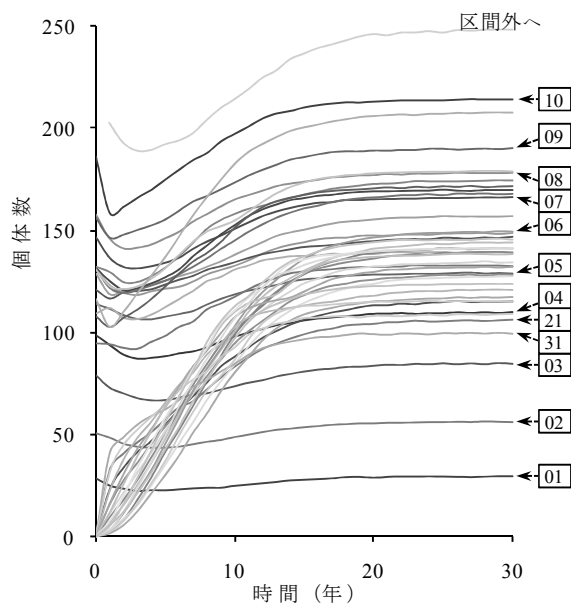


Fig.34 30年後におけるメッシュ 01~20 の合計個体数の平均 (エラーバーは標準偏差)

Average numbers of total individuals in mesh-01- 20 the end of a 30 years simulation (Error bars indicate standard deviations)



注) 四角囲いの数字はメッシュ番号

Fig.35 ケース 113 における各メッシュの平均個体数
Average numbers of individuals of each mesh element in simulation-case 113

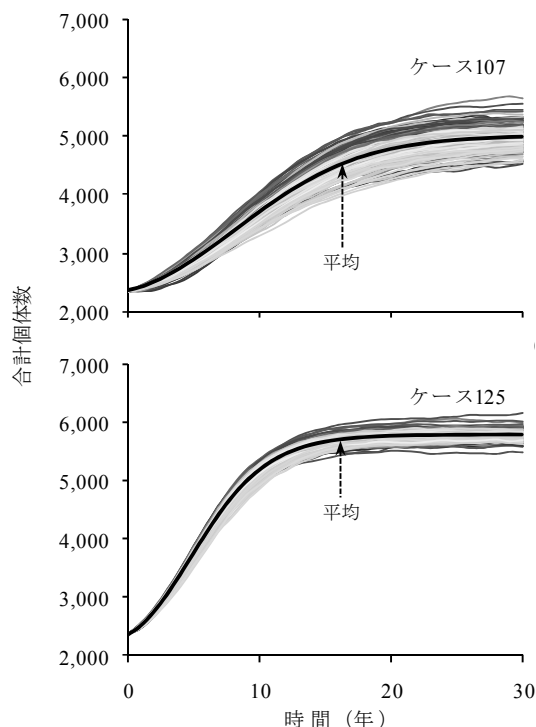


Fig.36 全メッシュ合計個体数
Total numbers of individuals in all meshes

Table 24 初期条件における合計個体数を 100 に基準化したときの 30 年後の合計個体数 (1,000 回の平均)
Average numbers of individuals the end of a 30 years simulation
These values indicate ratios(%) to the average number of individuals of simulation-case101,001 or 201 after a 30 year simulation

(1) ケース101~125

		u_{120} の値 (分断点1)				
		0.00	0.25	0.50	0.75	1.00
u_{210} の値 (分断点2)	0.00	100	156	168	174	175
	0.25	157	213	222	229	230
	0.50	166	221	235	238	240
	0.75	171	226	236	243	244
	1.00	174	230	240	245	246

(2) ケース001~025

		u_{120} の値 (分断点1)				
		0.00	0.25	0.50	0.75	1.00
u_{205} の値 (分断点2)	0.00	100	155	165	171	171
	0.25	149	205	216	221	222
	0.50	159	213	224	230	231
	0.75	163	217	228	234	235
	1.00	166	219	231	236	237

(3) ケース201~225

		u_{120} の値 (分断点1)				
		0.00	0.25	0.50	0.75	1.00
u_{215} の値 (分断点2)	0.00	100	154	171	179	180
	0.25	162	213	228	236	239
	0.50	172	224	238	247	249
	0.75	176	227	243	250	252
	1.00	179	228	246	253	254

高さに比例してはいないことが分かる (Table 24)。ただし、この比較には Fig. 36 にみたような時間的推移の情報が含まれていない。

Fig. 37 は、改善前の 2 倍以上の個体数を目標とすると、それを達成した試行回数 (以下、「目標達成回数」) の時間的推移を示している。試行回数で割れば目標達成確率となる。このように整理することで、より速やかな個体群再生を図るための定量的な比較、検討に資する個体群モデルの利用が可能となろう。

Table 25 変数増減法による重回帰分析結果
Result of multiple regression analysis using forward selection method

変数	偏回帰係数	標準偏回帰係数	t値	p値	単相関
u_{120}	659.757	0.604	7.884	0.00	** 0.555
u_{210}	589.437	0.540	7.044	0.00	** 0.485
定数項	-425.983		-6.041	0.00	**

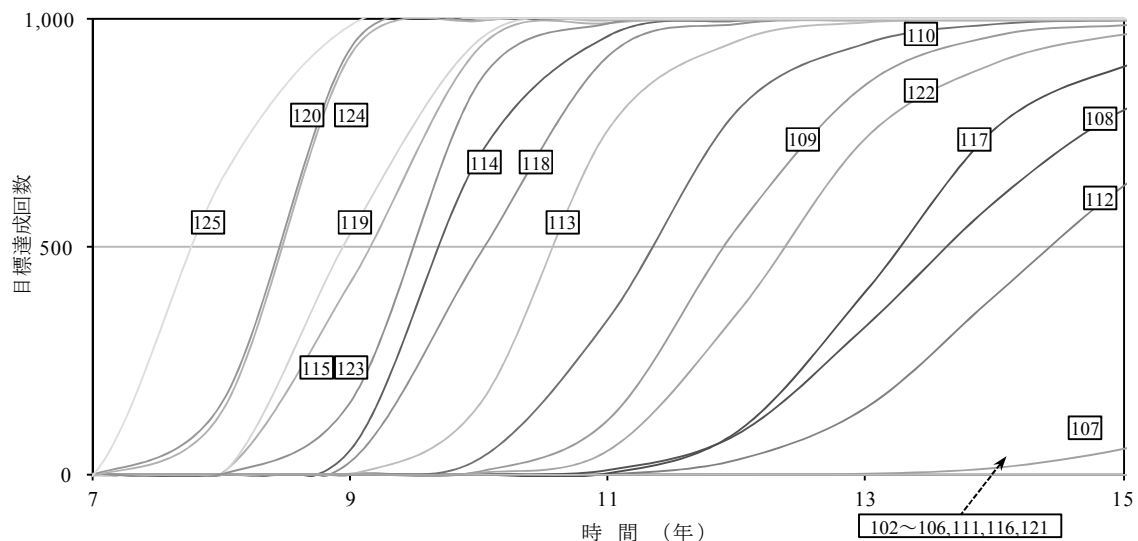
修正済決定係数: 0.586

F値: 51.265

注) u_{205} 、 u_{210} または u_{215}

では、分断点 1 (u_{120}) と分断点 2 (u_{210}) では何れの改善がより速やかな目標達成に資するのか。例えば、ケース 108 と 112、ケース 109 と 117、ケース 114 と 118 を比較してみる。各々は Table 23(1) を 5 行 5 列の正方行列とみると、対角要素を成すもので、前者は分断点 1 の、後者は分断点 2 の改善レベルを優先するケースである。同じ時間でみるときは前者が後者よりも目標達成回数が多い (Fig. 37)。改善レベルに差をつける場合には分断点 1 の改善を優先するのが良いと考えられる。ただし、これはケース 102~125 の場合であって、ケース 002~025、あるいは、ケース 202~225 の場合には異なるかも知れない。そこで、暫定的に 10 年目の目標達成回数を求め、次のように重回帰分析による比較を行った。

重回帰分析は、目的変数を目標達成回数、説明変数を合流地点の座標、分断点 1 の遡上性および分断点 2 の遡上性とし、変数増加法により行った ((株) 社会情報サービス、エクセル統計 2008)。分析結果を Table 25 に示す。分断点 1、2 の遡上性が有意な説明変数に選択され、各々標準偏回帰係数は 0.604、0.540、修正済決定係数は 0.586 で当てはまりは良くはなく、定数項は負を示したが、有意な回帰が得られた ($p < 0.01$)。標準偏回帰係数をみると、大きな違いではないが、分断点 1 の改善レベルを優先する方がより速やかな個体群再生に資することが期待され



注) 四角囲いの数字はシミュレーションのケース名称 (Table 23(1)参照)

Fig.37 目標達成回数 (全メッシュの合計個体数が初期条件における合計個体数の 2 倍以上を示した試行回数。ケース 102~125)
Numbers of trials in which the total number of individuals in all meshes was more than 2 times of that in the initial condition (simulation-case102-125)

Table 26 10 年後における目標達成回数 (Table 24 の全ケース)
Numbers of trials in which the total number of all meshes in 10 years later was more than 2 times of that in the initial condition (All cases of Table 24)

		u_{120} の値 (分断点1)				
		0.00	0.25	0.50	0.75	1.00
$u_{2.05}, u_{2.10}$ または $u_{2.15}$ の値 (分断点2)	0.00	—	0	0	0	0
	0.25	0	0	0	13	63
	0.50	0	0	158	1,256	1,951
	0.75	0	0	552	2,432	2,858
	1.00	0	3	1,123	2,787	2,978

る。

合流地点の座標は選択されなかったので、ケース 102～125、ケース 002～025、ケース 202～225 を一括し、目標達成回数と両分断点の改善レベルの関係を整理したのが Table 26 である。全ケースを一括してあるので、表中の目標達成回数の上限値は 3,000 となる。表からも、分断点 1 の改善レベルを優先する方が目標達成に資する可能性の高いことが分かる。ただし、この評価は Table 24 と同様に時間的推移の情報を含まない。評価に際しては Fig. 37 のように時間的推移の情報を含む評価とあわせて総合的に評価していく必要があろう。例えば、ここでは本流水路と 1 本の合流水路から構成される比較的単純な水路系を仮想したが、それぞれ合流部に分断点をもつ複数の合流水路を想定したい場合等もあろう。その場合、当初から Fig. 37 のように整理、評価を行うのは煩雑な作業となり、結果も分かりづらくなるので、Table 25、26

のような単純な評価を前処理に利用することなどが有効と考えられる。

5 感度分析

今後のネットワークモデルの有効活用には、個体群生態学的パラメータ (r , K) を含む設定条件が予測結果に与える影響を分析しておく必要がある。すなわち、現場データの取得や計算時において、より重要度の高い項目を明らかとしておく必要がある。そこで、本節では感度分析を実施することにより、その検討を行う。

a 検討方法

延長 2km の 1 本の仮想水路および前節のシミュレーションで用いた各項目設定値を基準とし (Table 27)、各設定値を各々単独で 50%、75%、150%、200% に変更した場合のシミュレーションを行った。変更を加えた項目数 (Table 27) は 7 なので、ここでは計 29 ケース ($7 \times 4 + 1$ (基準)) のシミュレーションを実行した。なお、何れのケースにおいても各メッシュ延長および初期個体数は 100m および 100 個体、計算期間は 30 年間、試行回数は 1,000 回、 $u_{1f}=1.00$ 、 $d_{1f}=1.00$ とした。

得られた結果を基に、まず、目的変数を平均個体数 (全メッシュ合計)、説明変数を 7 項目 (Table 27) の設定値とする重回帰分析 (変数増加法) を行った。目的変数については、5 年後、10 年後、15 年後、20 年後、25 年後、30 年後の 6 パターンで各々分析した。したがって、各々は時間軸を固定した分析である。その後、上記 6 パターンのデータセットを一括、説明変数に時間軸を加えた 8 項目での重回帰分析も行った。統計解析ソフトウェアに

Table 27 感度分析に供したシミュレーションケース
List of simulation-cases for sensitivity analysis

任意番号	メッシュ数	K	r (ave)	r (sd)	a (移動型個体の存在率)	sd (定住型個体)	sd (移動型個体)	備考
00	20	170	0.36	0.21	0.25	150	325	基準
01	10	170	0.36	0.21	0.25	150	325	
02	15	170	0.36	0.21	0.25	150	325	
03	30	170	0.36	0.21	0.25	150	325	
04	40	170	0.36	0.21	0.25	150	325	
05	20	85	0.36	0.21	0.25	150	325	
06	20	127	0.36	0.21	0.25	150	325	
07	20	254	0.36	0.21	0.25	150	325	
08	20	339	0.36	0.21	0.25	150	325	
09	20	170	0.18	0.21	0.25	150	325	
10	20	170	0.27	0.21	0.25	150	325	
11	20	170	0.54	0.21	0.25	150	325	
12	20	170	0.72	0.21	0.25	150	325	
13	20	170	0.36	0.11	0.25	150	325	
14	20	170	0.36	0.16	0.25	150	325	
15	20	170	0.36	0.32	0.25	150	325	
16	20	170	0.36	0.42	0.25	150	325	
17	20	170	0.36	0.21	0.13	150	325	
18	20	170	0.36	0.21	0.19	150	325	
19	20	170	0.36	0.21	0.38	150	325	
20	20	170	0.36	0.21	0.50	150	325	
21	20	170	0.36	0.21	0.25	75	325	
22	20	170	0.36	0.21	0.25	113	325	
23	20	170	0.36	0.21	0.25	225	325	
24	20	170	0.36	0.21	0.25	300	325	
25	20	170	0.36	0.21	0.25	150	163	
26	20	170	0.36	0.21	0.25	150	244	
27	20	170	0.36	0.21	0.25	150	488	
28	20	170	0.36	0.21	0.25	150	650	

はエクセル統計 2008 (SSRI) を用いた。

b 結果および考察

時間軸を各々固定した 6 パターンでは何れもメッシュ数、 K 、 r (ave)、 a (移動型個体の存在率)、 sd (定住型個体)、 sd (移動型個体) の 6 項目および定数項が有意な変数となった (Table 28)。また、6 パターンとも標準偏回帰係数の値の大きさはメッシュ数、 K 、 r (ave)、 sd (定住型個体)、 sd (移動型個体)、 a (移動型個体の存在率)

の順であった。上位 2 項目は他項目に較べてとくに大きな偏回帰係数を示した。これら 2 項目は生息地の規模に関わる条件である。他の 4 項目では 6 パターン間で多少異なるが、 sd (定住型個体) と sd (移動型個体) がほぼ似通った値を示し、それらに較べると r (ave) がやや大きく、 a (移動型個体の存在率) が小さい値を示した。ただし、 r (ave) の標準偏回帰係数は時間とともに次第に小さくなった。以上の結果を解釈すると、計算結果には

Table 28 変数増加法による重回帰分析結果
Result of multiple regression analysis using forward selection method

(1) 5年後						
変 数	偏回帰係数	標準偏回帰係数	<i>t</i> 値	<i>p</i> 値	単相関	
メッシュ数	155.462	0.891	47.357	0.00 **	0.887	
<i>K</i>	7.721	0.374	19.892	0.00 **	0.364	
<i>r</i> (ave)	1,906.124	0.197	10.452	0.00 **	0.184	
<i>a</i> (移動型個体の存在率)	-687.722	-0.049	-2.613	0.02 **	-0.066	
<i>sd</i> (定住型個体)	-2.712	-0.116	-6.193	0.00 **	-0.133	
<i>sd</i> (移動型個体)	-1.062	-0.099	-5.256	0.00 **	-0.115	
定数項	-1,926.156		-11.237	0.00 **		
修正済決定係数: 0.990						
F値:468.009						

(2) 10年後						
変 数	偏回帰係数	標準偏回帰係数	<i>t</i> 値	<i>p</i> 値	単相関	
メッシュ数	170.067	0.824	60.639	0.00 **	0.819	
<i>K</i>	12.679	0.520	38.236	0.00 **	0.511	
<i>r</i> (ave)	1,794.316	0.156	11.516	0.00 **	0.143	
<i>a</i> (移動型個体の存在率)	-833.326	-0.050	-3.706	0.00 **	-0.067	
<i>sd</i> (定住型個体)	-3.326	-0.121	-8.888	0.00 **	-0.138	
<i>sd</i> (移動型個体)	-1.343	-0.106	-7.781	0.00 **	-0.122	
定数項	-2,656.622		-18.141	0.00 **		
修正済決定係数: 0.995						
F値:899.579						

(3) 15年後						
変 数	偏回帰係数	標準偏回帰係数	<i>t</i> 値	<i>p</i> 値	単相関	
メッシュ数	172.724	0.799	57.933	0.00 **	0.794	
<i>K</i>	14.354	0.562	40.719	0.00 **	0.553	
<i>r</i> (ave)	1,710.047	0.142	10.324	0.00 **	0.129	
<i>a</i> (移動型個体の存在率)	-844.704	-0.049	-3.534	0.00 **	-0.066	
<i>sd</i> (定住型個体)	-3.441	-0.119	-8.652	0.00 **	-0.136	
<i>sd</i> (移動型個体)	-1.388	-0.104	-7.565	0.00 **	-0.121	
定数項	-2,890.524		-18.567	0.00 **		
修正済決定係数: 0.995						
F値:872.906						

(4) 20年後						
変 数	偏回帰係数	標準偏回帰係数	<i>t</i> 値	<i>p</i> 値	単相関	
メッシュ数	173.420	0.793	56.584	0.00 **	0.788	
<i>K</i>	14.778	0.572	40.780	0.00 **	0.563	
<i>r</i> (ave)	1,677.879	0.138	9.854	0.00 **	0.125	
<i>a</i> (移動型個体の存在率)	-840.890	-0.048	-3.422	0.00 **	-0.065	
<i>sd</i> (定住型個体)	-3.458	-0.119	-8.458	0.00 **	-0.135	
<i>sd</i> (移動型個体)	-1.391	-0.103	-7.372	0.00 **	-0.120	
定数項	-2,953.114		-18.453	0.00 **		
修正済決定係数: 0.996						
F値:845.348						

(次頁に続く)

Table 28 (続き)
(Continued)

(5) 25年後

変 数	偏回帰係数	標準偏回帰係数	<i>t</i> 値	<i>p</i> 値	単相関
メッシュ数	173.711	0.792	56.200	0.00 **	0.787
<i>K</i>	14.872	0.574	40.694	0.00 **	0.565
<i>r</i> (ave)	1,664.389	0.137	9.692	0.00 **	0.123
<i>a</i> (移動型個体の存在率)	-836.415	-0.048	-3.375	0.00 **	-0.065
<i>sd</i> (定住型個体)	-3.460	-0.118	-8.391	0.00 **	-0.135
<i>sd</i> (移動型個体)	-1.391	-0.103	-7.313	0.00 **	-0.120
定数項	-2,968.929		-18.395	0.00 **	

修正済決定係数: 0.994

F値:836.073

(6) 30年後

変 数	偏回帰係数	標準偏回帰係数	<i>t</i> 値	<i>p</i> 値	単相関
メッシュ数	173.847	0.792	56.038	0.00 **	0.787
<i>K</i>	14.895	0.574	40.607	0.00 **	0.566
<i>r</i> (ave)	1,659.056	0.136	9.626	0.00 **	0.122
<i>a</i> (移動型個体の存在率)	-834.201	-0.047	-3.354	0.00 **	-0.064
<i>sd</i> (定住型個体)	-3.458	-0.118	-8.356	0.00 **	-0.135
<i>sd</i> (移動型個体)	-1.390	-0.103	-7.281	0.00 **	-0.120
定数項	-2,974.219		-18.361	0.00 **	

修正済決定係数: 0.994

F値:831.484

Table 29 変数増加法による重回帰分析結果 (時間を含む)
Result of multiple regression analysis using forward selection method ("Time" is included)

変 数	偏回帰係数	標準偏回帰係数	<i>t</i> 値	<i>p</i> 値	単相関
時間 (年数)	7.549	0.066	6.175	0.00 **	0.066
メッシュ数	169.872	0.807	75.046	0.00 **	0.802
<i>K</i>	13.216	0.531	49.382	0.00 **	0.523
<i>r</i> (ave)	1,735.302	0.148	13.799	0.00 **	0.135
<i>a</i> (移動型個体の存在率)	-812.876	-0.048	-4.479	0.00 **	-0.065
<i>sd</i> (定住型個体)	-3.309	-0.118	-10.959	0.00 **	-0.135
<i>sd</i> (移動型個体)	-1.328	-0.102	-9.529	0.00 **	-0.119
定数項	-2,860.364		-23.814	0.00 **	
修正済決定係数: 0.981					
F値: 1,212.154					

時間によって程度の差はみられるものの、生息地の規模が大きく影響すること、それに較べると他の設定条件の影響は小さいことが考えられる。

次に 6 パターンを一纏めにした場合の分析結果を Table 29 に示す。結果は先の 6 パターンに似通い、時間 (年数) は *a* (移動型個体の存在率) と同程度の値を示した。したがって、ここに検討した条件下においては、時間による計算結果への影響は小さいといえる。そして、ここにおいても先と同様の解釈ができる。

分断点のない、ある 1 本の水路における個体群動態には生息地の規模が大きく影響すると考えられる。したがって、今後のネットワークモデルの有効活用に向けて、まずは *K* の設定が重要となろう。計算結果に現実性を求める上でも環境、さらにはその時間的、空間的な変化を踏まえた設定とするためにも環境と個体数応答に関する基礎データの充実が重要であるし、環境を踏まえた *K* の

表現が必要となってくるものと考えられる。

6 まとめ

従来、水域のネットワーク化において、個体群変動の定量的な予測や比較を可能とするツールはなく、施工場所や整備水準は経験的に決定されてきた。

ここに提案したネットワークモデルは、施工場所や整備水準が相異なる様々なシナリオに基づく予測結果の定量比較を可能とする。ここに述べてきた仮想水路におけるシミュレーション結果と評価方法の検討等はその可能性を示すものといえよう。

今後の実用化に向けての課題や展開については次章に譲るが、モデルや基礎調査の充実、労力や費用を要するネットワーク化に科学的根拠を付与していくためにも重要であると考えられる。

V 結 言

1 ネットワークモデルの特長

ここでは、ネットワークモデルの特長について、個体群モデルを利用した個体群存続可能性分析 PVA ソフトウェアパッケージとの対比により考察する。個体群存続可能性分析 PVA はリスク管理に用いられる手法である。VORTEX 等 PVA ソフトウェアパッケージによって、鳥類の 1 種 Lord Howe Island woodhen *Tricholimnas sylvestris* (Sclater) 個体群の動態予測と観察値を比較した Brook et al. (1997) は、観察値から予測した環境収容力を用いたとき現実的予測が得られたとしている。十分なデータに基づいてパラメータが設定された場合には PVA ソフトウェアパッケージによる予測は全体に正確であるとされる (Frankham et al., 2007)。VORTEX (Lacy et al., 2005) は無償ダウンロードが可能なソフトウェアで適用事例も多く (Seal et al., 1998)、局所個体群間の個体の移動確率を設定することでメタ個体群にも利用可能となっている。そこで、VORTEX ユーザーズマニュアル (Miller & Lacy, 2005) および松崎 (2010) に基づき VORTEX を比較対象に、ネットワークモデルの特長について考察する。

水路系を開発対象 (場) としたネットワークモデルでは、分割した個々のメッシュを各々生息地と捉え、メッシュ間の境界に分断点の有無あるいは分断程度 (移動性) を数値設定する。このため、分断点を明瞭に意識することができ、局所個体群やメタ個体群という抽象的概念には依存しない。VORTEX を利用する場合に求められる、次のような作業はネットワークモデルにおいては不要である。

VORTEX の場合、局所個体群の成立する場を一つの生息地とし、局所個体群間の個体の移動確率を設定する必要がある。いま、A~C の 3 つの局所個体群を考えているとする。このとき、A に属する個体が翌年も A に居続ける確率 P_{AA} 、B に移動する確率 P_{AB} 、C に移動する確率 P_{AC} 、同様に B、C に属する個体についても確率 P_{BA} 、 P_{BB} 、 P_{BC} 、 P_{CA} 、 P_{CB} 、 P_{CC} を設定しなければならない。9 個の設定値を要するのである。仮に 50 の局所個体群間の移動を考慮しながらシミュレーションを実行するには 2,500 個 ($=50^2$) の値を設定することとなる (VORTEX における局所個体群の設定数の上限は 50)。

このような設定は、ネットワークモデルにおいては移動モデルというサブモデルによってそれに相当する計算が内部的に行われるので不要である。一方、VORTEX では上記のように別途与える必要があり、個々の設定値は恣意的とならないよう何らかの根拠を要するだろう。この膨大な設定作業を終え、あるネットワーク状態におけるシミュレーションを実行したとしても、次に、局所個体群 X と同 Y の間に在る 1 箇所の分断点が改善された状態を考えるには、少なくとも P_{XY} 、 P_{YX} の再設定が必要である。加えて、他にもその改善による影響が見込まれ

る P_{Ox} 、 P_{xO} 等の再設定も必要となるだろう。しかし、再設定の必要性の有無すら理解しづらいものとなるだろう。

次に、ネットワークモデルでは移動型および定住型個体という個体の移動特性を考慮できるが、上述のような方法で局所個体群間の個体の移動を考慮する VORTEX にはその概念はない。そのため局所個体群間の個体の移動確率 P をいかに上手く設定できるかが鍵となるだろう。しかし、ネットワーク状態の改善条件下における P の設定は定性的判断に基づかざるを得ないだろう。

前述のように VORTEX は優れたソフトウェアパッケージである。しかし、そもそもの開発起源が哺乳類および鳥類のリスク管理に在ること (Miller & Lacy, 2005) が局所個体群やメタ個体群といった、重要ではあるが分かりづらく抽象的な概念の導入をもたらすとともに、入力産子 (仔) 数の上限が 10 (松崎, 2010) と小さいなどの制約に結びついていると推察される。水域ネットワークの再生という場面への VORTEX 適用には上記のような課題があるし、完成形のソフトウェアパッケージであるが故に必要なに応じた修正を行えるフレキシブルさが無い。

ネットワークモデルは水路系における分断点の改善時の個体群動態予測を特段の目的として開発された。この応用工学的目的において、局所個体群等の抽象的概念に依存しないため、理解と利用が容易であるのがネットワークモデルの最大の特長である。

2 ネットワークモデルの利用と展開

本研究では、群集に対する指標性および水域の連続性等環境に対する指標性が示唆されたタモロコを対象にその移動特性の検討、個体群生態学的パラメータの検討およびネットワークモデルの開発を行ってきた。本節では、ネットワークモデルの利用と今後の展開方向について述べる。

第 I 章に述べたように、これまで水域のネットワーク化による個体群再生過程を定量的に予測可能とする方法はなかった。敢えて挙げるならば VORTEX 等 PVA ソフトウェアパッケージの利用が挙げられようが、その場合の課題については前節のとおりである。

本研究では、水域のネットワーク化による個体群再生過程の定量的予測を可能とすべく、モデルの基本構成と開発への道程を示してきた。予測のための基本的枠組みと利用方法が示されたものと考えている。開発対象 (種) をタモロコとしてきた趣旨は、その維持・保全を考えていくことが他魚種をも潜在的に維持・保全対象に含むことができるであろうという期待にある。その期待から優先的にタモロコを開発対象としてきたのであるが、補足するならば必要となるパラメータや移動特性をモデル化できれば他種でも同様のモデル開発が可能だろう。移動距離データがベル型の分布傾向を示すのはタモロコに限られない。ブラウントラウトを対象とした Solomon &

Templeton(1976)、ブルックトラウトを対象とした Riley et al.(1992)、イワナ属を対象とした Nakamura et al.(2002)、ドジョウを対象とした竹村ら(2004)、ウグイを対象とした守山ら(2008)など多くの種にみられる傾向である。

我が国における水田域魚類の知見は未だ十分といえる状況にはない。しかし、モデルの開発や修正に要する知見の蓄積を待つのではなく、より積極的にモデルを運用することで基礎データの理解に資することも考えられる。調査や実験による基礎データの収集・理解・知見の蓄積とモデルの開発・修正・利用は互いにフィードバック関係にある(Fig. 38)。ここに開発したモデルあるいはタモロコや他種に適用する場合の設定条件等には不十分な点もあろう。しかし、そもそも生物を対象とする以上、その全てをヒトが理解できるわけではないという生物界の複雑性と不確実性に対する認識が必要である(環境省, 2007)。順応的管理 Adaptive Management の概念があるように、常にモニタリングを行い、不具合が生じたときには修正を行う姿勢が重要である(鷺谷, 1998)。ネットワークモデルはそのサイクルの中で磨かれ、活かされるべきものと考えられる。

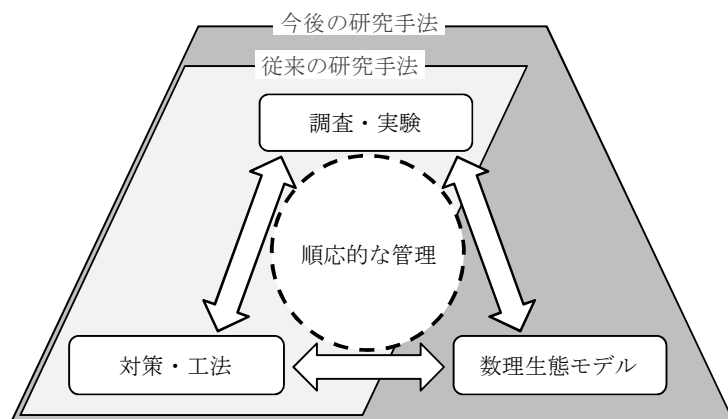
森(2010)は生態工学分野における現場レベルの実験と実験室レベルの実験に関して、次のような問題意識を示している。すなわち、実験室レベルの実験は現場における作用を保証するわけではないし、現場レベルの実験は生活史の中の特定の一断面における効果を見ているだけかも知れないということである。数理生態モデル(ここではネットワークモデル)の利用にはこの両者を補うことが期待される。個体群の維持や再生に向け、特定の一断面ではなく生活史をとおして求められる条件はどのようなものか、あるいは、遡上率が $x\%$ であることが実験で確かめられたといった事実がある場合、それがどの程度個体群の維持に寄与し得るのか、といった検討を可能とすること等によってである。無論、実用的なモデル

へと発展させていくには、先述のようにモニタリングと修正を踏まえて常に改良を加えていく必要がある。

3 ネットワークモデルの課題

前述のように、ネットワークモデルは緒に就いたばかりで未だ課題を抱えている。それらは Fig. 38 のようなサイクルの中でクリアされていくものと期待したい。本節では、モデルの発展に寄与できるよう、それら課題を具体的に述べていきたい。

課題には、①個体群生態学的パラメータに関する課題、②生息環境の定量化に関する課題、③計算結果の検証とそれを踏まえた修正に関する課題がある。①については第IV章でその設定値を検討してきたが、数多くの仮定に依らざるを得なかった。今後、個体数や雌雄比、年齢組成等の基礎調査データの集積、充実を図ることでパラメータの確度を向上させていなければならない。より具体的に述べれば、本研究ではタモロコ野生個体群の年齢組成推定と一定の仮定を基に自然増加率 r の検討を行ったが、卵～成魚に至る各成育段階のデータを収集、それに呼応したレスリー行列を用いることができれば精度の向上につながるであろうし、現状では成育段階の区別無く移動距離計算を実行しているという課題についても解決への道筋がみえてくるであろう。また、開発モデルでは再生産時に同一メッシュ内に位置する個体数を基に再生産が行われるものと取り扱ったが、個体数が少なく低密度となる場合にはアリー効果(松田, 2004)の生じることであろうことから、モデルの精緻化の上では今後再生産の条件として個体数密度を考慮していく必要がある。②については時間的にも空間的にも変化する生息環境を如何にしてモデル上に表現するか、また、それと同時にそれが与えるであろうパラメータへの影響を如何に考慮できるかである。第I章に述べた SI モデルが一つの糸口と考えられるし、水理モデルまでも含めた PHABSIM と



(農村工学研究所生態工学研究室(2010)を改変)

Fig.38 数理生態モデルの役割

Task expected for mathematical ecological modeling

の合一化をその発展方向に見据えることもできよう。③については①の課題と深く関わる。前節に述べたようにモデルの役割を意識しつつ課題に向かうべきであるが、フィールドにその多くを依存する課題であり、ネットワーク化の事前/事後を挟む長期的モニタリングとそれに応じた修正を恒常的に行っていかなければならない。

以上、一つ一つ丁寧にクリアすべき課題は多いが、本研究が水域のネットワーク化における今後のソフトウェア技術研究の発展に資することを期待するものである。

謝辞：本研究をとりまとめるにあたり、終始ご指導、ご鞭撻と温かい励ましを頂きました宇都宮大学農学部 水谷正一教授に心より深謝申し上げます。東京農工大学農学部 千賀裕太郎教授には研究のとりまとめにご指導とお取り計らいを頂きました。宇都宮大学農学部 後藤 章教授、茨城大学農学部 小林 久教授、宇都宮大学農学部 飯山一平准教授にはご指導、ご助言を頂きました。改めて感謝申し上げます。

農村工学研究所資源循環工学研究領域生態工学担当 森 淳博士、小出水規行博士には本研究開始以前より折にふれ、ご指導、ご助言と多大なるご厚情を頂きました。同担当 渡部恵司博士、西田一也博士にはご協力とご厚情、様々な刺激を頂きました。資源循環工学研究領域 今泉眞之博士、北里大学獣医学部 長利洋博士には厳しくも温かな叱咤激励を頂きました。企画管理部 奥島修二研究調整役、農業環境技術研究所 山本勝利博士にはご指導、ご厚情を頂きました。農村基盤研究領域 嶺田拓也博士、滋賀県立大学環境科学部 皆川明子博士、近畿中国四国農業研究センター 松森堅治上席研究員には研究の実施にご協力頂きました。三重大学生物資源学研究科 原田泰志教授にはご助言を頂きました。企画管理部 小泉 健博士、農村基盤研究領域 石田憲治博士、坂根 勇上席研究員、農業農村工学会 小前隆美博士には研究のとりまとめに便宜をお図り頂きました。東北農政局 相賀啓尚氏、株式会社日本海洋 蛭原 周氏、農村技術支援チーム 馬場貴士氏、石島正人氏、夏期インターン東京大学3年生(2008年当時) 小林幸司氏、農村工学研究所 山野井京子氏、後藤ポンティップ氏、今井真由美氏にはご協力を頂きました。U.S. Geological Survey の T. J. Waddle 博士、韓国農漁村研究院の朴 明洙氏には英文をご校閲頂きました。農林水産研究情報総合センター 服部紳二氏、関 弘美氏にご協力頂きました。本研究の構成論文農業農村工学会論文集の匿名の査読者には貴重なご意見を頂きました。千葉県佐原土地改良事務所、大栄町(当時) 農政課、両総土地改良区、北総東部土地改良区の関係各位には貴重な資料をご提供頂きました。

ここに記して深謝の意を表します。

参考文献

- 1) 相澤 康・滝口直之(1999)：MS-Excelを用いたサイズ度数分布から年齢組成を推定する方法の検討、水産海洋研究、63(4)、205-214。
- 2) Aoki, I. (1980) : An analysis of the schooling behavior of fish: internal organization and communication process, *Bull. Ocean Res.*

- Inst. Univ. Tokyo*, **12**, 1-65.
- 3) Aoki, I. (1982) : A simulation study on the schooling mechanism in fish, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 1081-1088.
- 4) 青木一郎(2009)：浮魚類の資源変動の機構解明・予測に関する研究、水産海洋研究、73、44-48.
- 5) 青柳兵司(1957)：日本列島産淡水魚類総説、大修館書店、131-133.
- 6) Bachman, R. A. (1984): Foraging behaviour of free-ranging sild and hatchery brown trout in a stream, *Trans. Am. Fish. Soc.*, **113**, 1-32.
- 7) Bardach, J. E. (1958) : On the movements of certain Bermuda reef fishes. *Ecology*, **39**, 139-146.
- 8) Bartley, D. F. and Robitschek, C. (2000) : Career Exploration: A Multivariate Analysis of Predictors, *J. Voca. Behav.*, **56**, 63-81.
- 9) Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R. (2003) : 生態学個体・個体群・群集の科学、堀 道夫監訳、京都大学学術出版会、157-201.
- 10) Berra, T. M. and Gunning, G. E. (1972) : Seasonal movement and home range of the longear sunfish, *Lepomis megalotis* (Rafinesque) in Louisiana, *Amer. Midl. Nat.*, **88**, 368-375.
- 11) Bozeman, E. L., Helfman, G. S. and Richardson, T. (1985) : Population size and home range of American eels in a Georgia tidal creek, *Trans. Am. Fish. Soc.*, **114**, 821-825.
- 12) Brook, B. W., Harden, L. R. and Frankham, R. (1997) : Does population viability analysis software predict the behaviour of real populations? A retrospective study on the Lord Howe Island woodhen *Tricholimnas sylvestris* (Sclder), *Biol. Conserv.*, **82**, 119-128.
- 13) Burt, W. H. (1943) : Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals, *J. Mammal.*, **24**, 346-352.
- 14) Crossman, E. J. (1977) : Displacement, and home range movements of muskellunge determined by ultrasonic tracking, *Env. Biol. Fish.*, **1**, 145-158.
- 15) 傳田正利・天野邦彦・辻本哲郎(2009)：魚類自動追跡システムの現地実証実験と魚類行動特性の把握、土木学会論文集B、65、1-14.
- 16) Diamond, J. M. (1975): The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves, *Biol. Conserv.*, **7**, 129-146.
- 17) Downhower, J. F., Lejeune, P., Gaudin, P. and Brown, L. (1990) : Movements of the chabot (*Cottus gobio*) in a small stream, *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **37**, 119-126.
- 18) Fenchel, T. (1974) : Intrinsic rate of natural increase: The relationship with body size, *Oecologia*, **14**, 317-326.
- 19) Frankham, R., Ballou, J. D. and Briscoe, D. A. (2007)：西田曉監訳 保全遺伝学入門、文一総合出版、611-642.
- 20) Froese, R., Palomares, M. L. D. and Pauly, D. (2000) : Estimation of life history key factors of fishes, 1-12, <http://www.fishbase.org/download/keyfacts.zip> (accessed: 09/06/2010).
- 21) 藤咲雅明(2002)：地域の生態系保全と農業農村整備事業の

- 融合に向けて(田んぼの生きもの調査結果報告)、農村と環境、18, 82-90.
- 22) 藤咲雅明・神宮宇 寛・水谷正一・後藤 章・渡辺俊介 (1999): 小河川・農業水路系における魚類の生息と環境構造との関係、応用生態工学、2, 53-61.
- 23) 深谷純男・喜田安哲 (2001): SPSS とデータ分析 1 基礎編、北樹出版、159-162.
- 24) Funk, J. L. (1957): Movement of stream fishes in Missouri, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **85**, 39-57.
- 25) Gerking, S. D. (1959): The restricted movement of fish populations, *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, **34**, 221-241.
- 26) Greenberg, L. A. and Holtzman, D. A. (1987): Microhabitat utilization, feeding periodicity, home range and population size of the banded sculpin, *Cottus carolinae*, *Copeia*, 19-25.
- 27) Gunning, G. E. (1963): The concepts of home range and homing in stream fishes, *Ergeb. Biol.*, **26**, 202-215.
- 28) Gunning, G. E. and Shoop, C. R. (1962): Restricted movements of the American eel, *Anguilla rostrata* (Le Sueur), in freshwater streams, with comments on growth rate, *Tulane Stud. Zool.*, **9**, 265-272.
- 29) Gunning, G. E. and Shoop, C. R. (1963): Occupancy of home range by longear sunfish, *Lepomis m. megalotis* (Rafinesque), and bluegill, *Lepomis m. macrochirus* Rafinesque, *Anim. Behav.*, **11**, 325-330.
- 30) 原科幸爾・恒川篤史・武内和彦・高槻成起 (1999): 本州における森林の連続性と陸生哺乳類の分布、ランドスケープ研究、62(5), 569-572.
- 31) 長谷川 功・前川光司 (2009): 北海道千歳川水系ママチ川における在来サケ科魚類イワナ・ヤマメと外来サケ科魚類ブラウントラウトの当歳魚の分布、魚類学雑誌、56, 1-6.
- 32) Hasselblad, V. (1966): Estimation of parameters for a mixture of normal distributions, *Technometrics*, **8**, 431-444.
- 33) 端 憲二 (1985): 農業水路の魚類保護について、淡水魚、11, 63-71.
- 34) 端 憲二 (1987): 魚類の生息を考慮した水路の改良、農業土木学会誌、55(11), 47-52.
- 35) 端 憲二 (1999): 小さな魚道による休耕田への魚類遡上実験、農業土木学会誌、67(5), 19-24.
- 36) 端 憲二 (2000a): 田圃につける小さな魚道、応用生態工学、3, 231-234.
- 37) 端 憲二 (2000b): 水田への魚類の遡上、農村と環境、16, 61-69.
- 38) Hayne, D. W. (1949): Calculation of size of home range, *J. Mammal.*, **30**, 1-18.
- 39) Helfman, G. S., Stoneburner, D. L., Bozeman, E. L., Christian, P. A. and Whalen, R. (1983): Ultrasonic telemetry of American eel movements in a tidal creek, *Trans. Am. Fish. Soc.*, **112**, 105-110.
- 40) Hesthagen, T. (1990): Home range of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in a Norwegian stream, *Freshwater Biol.*, **24**, 63-67.
- 41) Hill, J. and Grossman, G. D. (1987): Home range estimates for three North American stream fishes, *Copeia*, 376-380.
- 42) Hill, M. O. (1979): TWINSpan, a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes, Cornell University.
- 43) Hilborn, R. and Walters, C. (1992): Quantitative fisheries stock assessment, Chapman and Hall, 159-194.
- 44) 平松和昭・福田信二・四ヶ所四男美 (2003): ファジィ推論によるメダカの環境応答モデルの開発、農業土木学会論文集、228, 65-72.
- 45) 広田純一・東 淳樹・南雲 穰・佐藤貴法・金田一彩乃 (2010): メダカの生息に配慮した圃場整備における順応的管理の実際ー岩手県一関市門崎地区の事例ー、水土の知、78, 129-134.
- 46) 堀川博史・通山正弘・岸田周三 (1991): 底魚類の分布様式と成長移動、漁業資源研究会議報、27, 61-78.
- 47) 細谷和海 (1989): タモロコ、日本の淡水魚、山と溪谷社、298-299.
- 48) Hubert, W. (1981): Spring movements of smallmouth bass in the Wilson Dame tailwater, Alabama, *Jour. Tenn. Acad. Sci.*, **56**, 105-106.
- 49) 石川雅朗 (2002): 個体ベースモデルによる魚群行動シミュレーション、木更津工業高等専門学校紀要、35, 35-40.
- 50) 石川雅朗・白井淳治 (2000): 魚群行動の評価指標に関する実証的研究、木更津工業高等専門学校紀要、33, 27-31.
- 51) 石村貞夫 (2001): SPSS による多変量データ解析の手順 第2版、東京図書、92-105.
- 52) 石村貞夫・デズモンド・アレン (1997): すぐわかる統計用語、東京図書、138-152.
- 53) 伊藤早介・森本幸浩 (2003): 野生魚類の生息環境としての園地、ランドスケープ研究、66(5), 621-626.
- 54) 伊藤 靖・中野喜央・藤澤真也 (2009): 人工漁礁の蜆集魚類と摂餌生態ー漁場施設の魚類増殖効果に関する研究ーⅢー、水産工学、45, 195-206.
- 55) 伊藤嘉昭・佐藤一憲 (2002): 種の多様性比較のための指数の問題点ー不適当な指数の使用例も多いー、生物科学、53(4), 204-220.
- 56) 巖島 怜・島谷幸宏・中島 淳・河口洋一 (2009): 環境指標のための魚類セグメントエコリージョン、水工学論文集、53, 38-43.
- 57) 巖佐 庸 (1998): 数理生物学入門、共立出版、49-67.
- 58) 柿野 亘・藤咲雅明・水谷正一・後藤 章 (2006a): 小貝川上流の谷津における魚類・両生類の生息と水域特性との関係、農業土木学会論文集、241, 123-131.
- 59) 柿野 亘・水谷正一・藤咲雅明・後藤 章 (2006b): 谷津内水路に生息する魚類の分布とそれを支配する要因の推定ー小貝川上流域を事例としてー、農業土木学会論文集、246, 1-8.
- 60) 柿野 亘・水谷正一・後藤 章 (2009): 栃木県下における谷津水域の魚類の生息環境モデルの構築、農業農村工学会論文集、263, 99-107.

- 61) Kamimura, Y. and Shoji, J. (2009) : Seasonal changes in the fish assemblage in a mixed vegetation area of seagrass and macroalgae in the central Seto inland sea, *Aquaculture Sci.*, **57**, 233-241.
- 62) 菅 民郎 (1996) : 多変量統計分析、現代数学社、283-300.
- 63) 環境省 (2003) : 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—汽水・淡水魚類、7-230.
- 64) 環境省 (2007) : 第三次生物多様性国家戦略、ビオシティ、p.54.
- 65) Karr, J. R. (1981) : Assessment of biotic integrity using fish communities, *Fisheries*, **6**(6), 21-27.
- 66) 片野 修・細谷和海・井口恵一朗・青沼佳方 (2001) : 千曲川流域の3タイプの水田間での魚類相の比較、魚類学雑誌、**48**, 19-25.
- 67) Katano, O., Hosoya, K., Iguchi, K., Yamaguchi, M., Aonuma, Y. and Kitano, S. (2003) : Species diversity and abundance of freshwater fishes in irrigation ditches around rice fields, *Environmental Biology of Fishes*, **66**, 107-121.
- 68) 加藤和弘・一ノ瀬友博・高橋俊守 (2003) : 分類樹を用いた生物生息場所の分類—河川水辺の鳥類を対象とした事例研究、応用生態工学、**5**(2), 189-201.
- 69) 勝川木綿・宮本健一・松田裕之・中西準子 (2004) : 魚類個体群の生態リスクの簡易評価手法、保全生態学研究、**9**, 83-92.
- 70) 河西朝雄 (1992) : C言語によるはじめてのアルゴリズム入門、技術評論社、54.
- 71) 北川えみ・中島 淳・星野和夫・北川忠生 (2009) : 九州北東部におけるシマドジョウ属魚類の分布パターンとその成立過程に関する考察、魚類学雑誌、**56**, 7-19.
- 72) 小林四郎 (1995) : 生物群集の多変量解析、蒼樹書房、19-21.
- 73) 小出水規行 (2010) : HEP、水土の知、**78**, 172
- 74) 小出水規行・竹村武士・奥島修二・山本勝利・蛭原 周 (2004) : 魚類の生息分布に影響を及ぼす農業排水路の環境要因—千葉県谷津田域を対象として—、河川技術論文集、**10**, 339-344.
- 75) 小出水規行・竹村武士・奥島修二・相賀啓尚・山本勝利・蛭原 周 (2005a) : HEP法による農業排水路におけるタモロコの適性の評価：千葉県谷津田域を事例として、河川技術論文集、**11**, 489-494.
- 76) 小出水規行・竹村武士・奥島修二・山本勝利・相賀啓尚 (2005b) : 谷津田域における農業排水路環境と生息魚類の現地調査—千葉県下田川流域を事例として—、農業工学研究所技報、**203**, 39-46.
- 77) Kruskal, J. B. and Wish, M. (1978) : Multidimensional scaling, Sage publications, 7-9.
- 78) 九鬼なお子・大窪久美子 (2005) : 長野県上伊那地方水田地域におけるトンボ群集構造及び環境選択と立地環境との関係、ランドスケープ研究、**68**(5), 579-584.
- 79) 鐵 健司 (1978) : いろいろな分布、“応用統計ハンドブック編集委員会編、応用統計ハンドブック”、養賢堂、20-36.
- 80) Lacy, R. C., Borbat, M. and Pollak, J. P. (2005) : VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.50. Brookfield, IL: Chicago Zoological Society.
- 81) Logan, S. M. (1963) : Winter observations on bottom organisms and trout in Bridger Creek, Montana, *Am. Fish. Soc.*, **92**, 140-145.
- 82) Mackenzie, A., Ball, A. S. and Virdee, S. R. (2001) : 生態学キーノート、岩城英雄訳、シュプリンガー・フェアラーク東京、78-85.
- 83) 槇 究・乾 正雄・中村芳樹 (1994) : 街路景観の評価構造の安定性、日本建築学会計画系論文集、**458**, 27-33.
- 84) 丸山 淳・山田佳裕・遊磨正秀・Rusuwa, B. (2001) : 窒素・炭素安定同位体比による琵琶湖水系に陸封されたハゼ科魚類トウヨシノボリの移動追跡、日本生態学会誌、**51**, 312.
- 85) 松田裕之 (2004) : ゼロからわかる生態学—環境・進化・持続可能性の科学、共立出版、41-77.
- 86) 松田裕之 (2007) : 従来の生態系保全の考え方とリスクマネジメントの必要性、“浦野紘平・松田裕之共編、生態環境リスクマネジメントの基礎”、オーム社、29-42.
- 87) 松崎真澄 (2010) : 個体群存続性分析を用いたホトケドジョウ・ニホンアカガエルの絶滅リスクの推定と保全策の検討、宇都宮大学修士論文、1-83.
- 88) 道端 斉・堀 令司 (1980) : 中性子放射化分析法を用いた魚類の標識について、動物学雑誌、**89**, 603.
- 89) Miller, R. B. (1957) : Permanence and size of home territory in stream-dwelling cutthroat trout., *J. Fish. Res. Board. Can.*, **14**, 687-691.
- 90) Miller, P. S., and Lacy, R. C. (2005) : VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.50 User's Manual. Apple Valley, MN: Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN), 1-151.
- 91) 皆川明子・西田一也・藤井千晴・千賀裕太郎 (2006) : 用排水兼用型水路と接続する未整備水田の構造と水管理が魚類の生息に与える影響について、農業土木学会論文集、**244**, 65-72.
- 92) 皆川明子・千賀裕太郎 (2007) : 水田を繁殖場とする魚類の水田からの脱出に関する研究、農業土木学会論文集、**247**, 83-91.
- 93) 皆川明子・高木強治・後藤真宏・樽屋啓之 (2009) : 早場米生産水田における魚類の移入と移出について、農業農村工学会論文集、**261**, 83-91.
- 94) 皆川明子・高木強治・樽屋啓之・後藤真宏 (2010) : 非灌漑期の農業水路における魚類の移動と越冬、農業農村工学会論文集、**269**, 77-84.
- 95) 嶺田拓也・石田憲治・飯嶋孝史・松森堅治 (2005a) : 中山間地休耕田の効率維持管理に向けた植生指標の検討、農業土木学会論文集、**237**, 75-80.
- 96) 嶺田拓也・山中武彦・浜崎健児 (2005b) : 生物・社会調査のための統計解析入門：調査・研究の現場から（その8）—分類する（クラスター分析、指標種分析）—、農業土木学会誌、**73**(3), 43-48.
- 97) Minns, C. K. (1995) : Allometry of home range size in lake and river fishes, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52**, 1499-1508.
- 98) 満尾世志人・西田一也・千賀裕太郎 (2007) : 谷津水域にお

- けるホトケドジョウの生息環境に関する研究—大栗川上流域を事例として—、農業農村工学会論文集、250, 99-105.
- 99) 満尾世志人・西田一也・千賀裕太郎 (2010) : ホトケドジョウによる水田の利用実態—大栗川上流域の谷津田を事例として—、野生生物保護、12(2), 1-9.
- 100) 満尾世志人・大平 充・角田裕志・千賀裕太郎 (2008) : ため池内に生息する魚類の水域ネットワークの利用実態—岩手県のため池を事例として—、環境情報科学論文集、22, 185-190.
- 101) 三塚牧夫・佐山雅史・結城あゆ美・進東健太郎 (2006) : 伊豆沼・内沼の環境保全と環境創造型農業の取組み、農業土木学会誌、74(8), 11-16.
- 102) 三浦慎悟・堀野眞一 (2002) : 野生動物集団のダイナミクス：個体群存続可能性分析、“楠田哲也・巖佐 庸編、生態系とシミュレーション”、朝倉書店、91-114.
- 103) 宮地傳三郎・川那部浩弥・水野信彦 (1976) : 原色日本淡水魚類図鑑、保育社、1-462.
- 104) 三宅一郎・山本嘉一郎・垂水共之・白倉幸男・小野寺孝義 (1991) : 新版 SPSS X III 解析編 2、156-195.
- 105) 宮腰靖之・矢部浩規・ト部浩一・真野修一・川村洋司・山下彰司 (2007) : 晩秋の後志利別川におけるサクラマス幼魚の河川内移動—スクリーントラップを用いて秋に魚類を採捕した初めての試み—、寒地土木研究所月報、646, 9-16.
- 106) 水野信彦 (1993) : 魚類の生態学的研究、“水野信彦・御勢久右衛門、河川の生態学”、築地書館、103-214.
- 107) 水谷正一 (2000) : ドジョウの水田への遡上、農村と環境、16, 70-76.
- 108) 水谷正一・南 雄策・船川はるか (2010) : HEP による環境価値の評価に基づいた順応的管理、農業農村工学会誌、78(2), 3-6.
- 109) 水谷正一・森 淳編 (2009) : 春の小川の淡水魚 その生息場と保全、学報社、1-190.
- 110) 森 淳 (2007) : 安定同位体比法による水田生態系の食物連鎖と物質フローの解析に関する研究、博士論文、2.
- 111) 森 淳 (2010) : 農村生態工学との邂逅と今後の研究方向、水土の知、78, 870-872.
- 112) 森 誠一 (2000a) : 必要な魚道、不要な魚道、応用生態工学、3(2), 235-241.
- 113) 森 誠一 (2000b) : 魚道の思想・機能評価・今後の魚道の在り方、応用生態工学、3(2), 151-152.
- 114) Moring, J. R. and Buchanan, D. V. (1978) : Downstream movements and catches of two strains of stocked trout, *J. Wildl. Manage.*, **42**, 329-333.
- 115) 森下正明 (1967) : 京都近郊における蝶の季節分布、“森下正明・吉良竜夫編、自然—生態学的研究”、中央公論社、95-132.
- 116) 守山拓弥・藤咲雅明・水谷正一・後藤 章 (2003) : 水田地帯の恒久的水域における魚類の移動と再生産、農業土木学会大会講演要旨集、186-187.
- 117) 守山拓弥・藤咲雅明・水谷正一・後藤 章 (2008) : 農業用の小河川、農業水路および河川間に形成された水域ネットワークにおけるウグイの移動—栃木県西鬼怒川地区における事例—、農業農村工学会論文集、254, 1-10.
- 118) 守山拓弥・水谷正一・後藤 章 (2007) : 栃木県西鬼怒川地区の湧水河川におけるホトケドジョウの季節移動、魚類学雑誌、54, 161-171.
- 119) Mundahl, N. D. and Ingersoll, C. G. (1989) : Home range, movements, and density of the central stoneroller, *Camptostoma anomalum*, in a small Ohio stream, *Environ. Biol. Fish.*, **24**, 307-311.
- 120) 永沢 亨・森田健太郎・坪井潤一 (2009) : 北海道東部の中規模河川庶路川における魚類の流程分布と魚類相の変遷、魚類学雑誌、56, 31-45.
- 121) 中村守純 (1955) : 関東平野に繁殖した移植魚、日本生物地理学会会報、(16-19), 333-337.
- 122) 中村守純 (1969) : 日本のコイ科魚類、資源科学研究所、1-455.
- 123) 中村智幸 (2007) : 水路に生息する魚類の生態、“水谷正一編、水田生態工学入門”、農文協、40-50.
- 124) 中村智幸・土居隆秀 (2009) : 溪流におけるイワナ産卵放流由来群の生残、成長、密度および現存量、日本水産学会誌、75, 198-203.
- 125) Nakamura, T., Maruyama, T. and Watanabe, S. (2002) : Residency and movement of stream-dwelling Japanese charr, *Salvelinus leucomaenis*, in a central Japanese mountain stream, *Ecol. Freshw. Fish.*, **11**, 150-157.
- 126) 中村智幸・尾田紀夫 (2003) : 栃木県那珂川水系の農業水路における遡上魚類の季節変化、魚類学雑誌、50, 25-33.
- 127) Nakano S., Kachi T. and Nagoshi M. (1990) : Restricted Movement of the Fluvial Form of Red-Spotted Masu Salmon, *Oncorhynchus masou rhodurus*, in a Mountain Stream, Central Japan, *Japanese Journal of Ichthyology*, **37**, 158-163.
- 128) 中田和義・中西 哲・傳田正利・天野邦彦・小林草平・藤原正季・浜野龍夫 (2009) : 両側回遊型甲殻類の生態に着目した生息空間連続性評価手法の開発、河川技術論文集、15, 31-36.
- 129) 中園明信 (1972) : ホンベラ *Halichoeres tenuispinis*(Günther) の日周活動、帰巢性、行動圏について、九州大学農学部農芸雑誌、26, 583-593.
- 130) Newman, M. A. (1956) : Social behavior and interspecific competition in two trout species, *Physiol. Zool.*, **29**, 64-81.
- 131) 日本バイオリギング研究会編 (2009) : バイオリギング—最新科学で解明する動物生態学—、京都通信社、1-223.
- 132) 日本生態系協会 (1994) : ピオトープネットワーク—都市・農村・自然の新秩序、ぎょうせい、39-105.
- 133) 日本野生生物研究センター (1992) : 環境庁委託 平成 3 年度 自然環境保全基礎調査「環境指標種調査」調査結果の解析等業務 環境指標種調査調査手法等検討調査報告書、1-90.
- 134) 西田一也 (2009) : 河川中流域の田んぼと水路を生息場とする淡水魚と保全、“水谷正一・森 淳編、春の小川の淡水魚

- その生息場と保全”、学報社、31-62.
- 135) 西田一也・藤井千晴・皆川明子・千賀裕太郎 (2006) : 一時的水域で繁殖する魚類の移動・分散範囲に関する研究ー東京都日野市の向島用水・国立市の府中用水を事例としてー、農業土木学会論文集、244, 151-163.
- 136) Norman, G. R. and Streiner, D. L. (2005) : 論文が読める! 早わかり統計学、中野正孝・本多正幸・宮崎有紀子・野尻雅美訳、メディカル・サイエンス・インターナショナル、253-260.
- 137) 農林水産省 (参照 2012.1.26) : 農林水産省と環境省の連携による「田んぼの生きもの調査 2009」の結果について、(オンライン)、
<<http://www.maff.go.jp/j/press/nousin/keityo/100324.html>>
- 138) 農村環境整備センター編 (1997) : 生物相保全に配慮した農業水利施設の整備手法、農村環境整備センター、14-27.
- 139) 農村工学研究所生態工学研究室 (2010) : 農村工学研究所内研究発表会資料
- 140) 緒方 健・谷田一三 (2006) : 水生昆虫から河川環境を判定するー日本版平均スコア法の紹介、昆虫と自然、41(8), 20-23.
- 141) 大平 裕・中野芳輔・弓削こずえ・柴田幸二 (2006) : 農家管理による水田生態系保全を目的とした小型魚道の開発 (IV)ー現地実験による斜水路型および連続堰型魚道の遡上効果の実証ー、九州大学大学院農学研究院学芸雑誌、61(2), 247-259.
- 142) 大澤啓志・日置佳之・松林健一・藤原宣夫・勝野武彦 (2003) : 種組成を用いた解析による両生類の生息域予測に関する研究、ランドスケープ研究、66(4), 327-336.
- 143) 太田 実 (1952) : 年少者の日常行動圏について：年少者のための施設配置に関する基礎的研究 (第2報)、日本建築学会研究報告、20, 251-252.
- 144) 奥島修二・田中雄一・小出水規行・竹村武士 (2007) : 農業水路の生息場評価に向けたタモロコの環境選好性の定式化、農工研技報、206, 175-186.
- 145) 小野寺 毅 (2004) : エゾイワナ、宮城の淡水魚 Fresh water fishes in Miyagi pref. 宮城県内水面水産試験場、10-12.
- 146) Ozawa, T., Fujii, K. and Kawaguchi, K. (1977) : Feeding chronology of the vertically migrating Gonostomatid fish, *Vinciguerria nimbaria* (Jordan and Williams), off southern Japan, *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, **33**, 320-327.
- 147) Pauly, D. (1984) : The Intrinsic Rate of Population Increase, Fish Population Dynamics in Tropical Waters: A Manual for Use with Programmable Calculators, International center for living aquatic resources management, 152-160.
- 148) Rinne, J. N. (1982) : Movement, home range, and growth of a rare southwestern trout in improved and unimproved habitats, *N. Am. J. Fish. Manage.*, **2**, 150-157.
- 149) Riley S. C., Fausch K. D. and Gowan C. (1992) : Movement of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in four small subalpine streams in northern Colorado, *Ecology of Freshwater Fish*, **1**, 112-122.
- 150) リバーフロント整備センター (1996) : フィールド総合図鑑 川の生物、山海堂、2-383.
- 151) 佐川志朗・中森 達・秋葉健司・張 裕平・近藤 智・渡辺雅俊 (2004) : 滝里ダム運用が下流河川の物理環境および水生生物に与える影響、応用生態工学、7, 65-80.
- 152) 坂上昭一・高橋裕哉・新井田誠治 (1957) : カイネコの行動圏に関する小調査、日本生態学会誌、6, 137-140.
- 153) 最首光三・小島喜久雄 (1962) : 東海・黄海における底棲魚類の生態、日本生態学会誌、12, 162.
- 154) 斎藤憲治 (1984) : 農業用水路の改修工事の影響を少なくするために (私案)、淡水魚、10, 47-51.
- 155) 斎藤憲治・片野 修・小泉顕雄 (1988) : 淡水魚の水田周辺における一時的水域への侵入と産卵、日本生態学会誌、38, 35-47.
- 156) 斎藤 雅 (1975) : イワナにおける資源の利用と個体群変動の関係、海洋科学、7, 49-54.
- 157) 櫻井 泉・金田友紀・中山威尉・福田裕毅・金子友美 (2009) : 北海道石狩沿岸のガラモ場における魚類群集の食性、日本水産学会誌、75, 365-375.
- 158) 佐藤太郎・佐藤 学・稲垣政則・佐藤武信・安実千智・土田一也・三沢真一 (2008) : コルゲート管を用いた水田魚道の設置条件および水田の水管理とドジョウの遡上との関係、農村計画学会誌、26(4), 434-441.
- 159) Saunders, R. L. and Gee, J. H. (1964) : Movements of young Atlantic salmon in a small stream, *J. Fish. Res. Board. Can.*, **21**, 27-36.
- 160) 佐原雄二・鶴野浩一郎・東 信行 (2005) : 個体識別法によるメダカの生態調査ー予備的研究、弘前大学農学生命科学部学術報告、7, 26-29.
- 161) Seal, U., Westley, F., Byers, O. and Ness, G. (1998) : Bringing people into population and habitat viability analyses, *Endang. Species Updates*, **15**, 111-113.
- 162) 瀬野裕美 (2007) : 数理生物学 個体群動態の数理モデリング入門、共立出版、7-70.
- 163) 新城明久 (1986) : 生物統計学入門、朝倉書店、20-34.
- 164) Solomon D. J. and Templeton R. G. (1976) : Movements of brown trout *Salmo trutta* L. in a chalk stream, *J. Fish. Biol.*, **9**, 411-423.
- 165) 杉原知加子・水谷正一 (2006) : 河川と水田間に連結する人工池が魚類の生息に果たす役割ー栃木県上三川町谷川水系の事例ー、農業土木学会論文集、244, 49-58.
- 166) 杉原知加子・水谷正一・中村智幸・後藤 章 (2001) : 河川と水田水域に連結する人工池が魚類の生息に果たす役割、農業土木学会誌、69, 937-940.
- 167) 水産総合研究センター中央水産研究所内水面研究部 (2007) : 在来淡水魚の生息地ネットワーク形成技術に関する研究、平成 18 年度地球環境保全等試験研究費報告書、1-19.
- 168) Sullivan, M. J. (1982) : Distribution of edaphic diatoms in a Mississippi salt marsh: A canonical correlation analysis, *J. Phycol.*, **18**(1), 130-133.

- 169) 鈴木正貴・水谷正一・後藤 章 (2001) : 水田水域における淡水魚の双方向移動を保証する小規模魚道の試作と実験、応用生態工学、4, 163-177.
- 170) 鈴木正貴・水谷正一・後藤 章 (2004) : 小規模魚道による水田、農業水路および河川の接続が魚類の生息に及ぼす効果の検証、農業土木学会論文集、234, 59-69.
- 171) 大栄町史編さん委員会 (1997) : 大栄町の地理、“大栄町史編さん委員会編、大栄町史自然編”、1-9.
- 172) 高橋伸拓・水谷正一・後藤 章 (2009) : 設置環境の違いからみた井桁護岸の生息魚類に対する効果、農業農村工学会論文集、262, 17-25.
- 173) 高根芳雄 (1980) : 多次元尺度法、東京大学出版会、7-14.
- 174) 高須賀明典 (2009) : 小型浮魚類の初期生態と魚種交替過程に関する研究、日本水産学会誌、75, 640-643.
- 175) 竹村武士・小出水規行・奥島修二・山本勝利 (2004) : 農業水路におけるドジョウの行動範囲に関する基礎研究—未改修水路における標識個体の追跡調査、河川技術論文集、10, 351-356.
- 176) 竹村武士・小出水規行・奥島修二・山本勝利・相賀啓尚 (2006) : 谷津田域におけるタモロコの移動と分散、農業工学研究所技報、204, 33-41.
- 177) 竹村武士・水谷正一・渡部恵司・小出水規行・森 淳・松森堅治・嶺田拓也 (2011) : タモロコ个体群の環境収容力の推定—千葉県の谷津田を流れる水路を対象としたシミュレーション—、農業農村工学会論文集、274, 65-66.
- 178) 田中 章 (2006) : HEP 入門、朝倉書店、1-266.
- 179) 田中道明 (1999) : 水田周辺の水環境の違いがドジョウの分布と生息密度に及ぼす影響、魚類学雑誌、46, 75-81.
- 180) 寺本 英 (1997) : “川崎廣吉・重定南奈子・中島久男・東正彦・山村則男編、数理生態学”、朝倉書店、75-174.
- 181) 常住直人・後藤眞宏・浪平 篤 (2009) : 大都市圏の農業取水堰周辺における河床変動とその魚類移動への影響に関する一考察、応用生態工学、12, 131-140.
- 182) 内田 治・菅 民郎・高橋 信 (2003) : 文系にもよくわかる多変量解析、東京図書、173-188.
- 183) 上野岳彦・田中友樹・丸山 隆 (2009) : 小支流におけるイワナ、ヤマメ稚魚の定位点、行動圏および摂餌頻度に対する両種成魚の影響、日本水産学会誌、75, 802-809.
- 184) 鶴飼剛平・奥 敬一・深町加津枝・堀内美緒・寺川庄蔵・森本幸浩 (2006) : 琵琶湖に流入する砂防指定地小河川の魚類群集と生息環境の関係、ランドスケープ研究、69(5), 561-564.
- 185) 浦部美佐子 (2003) : 木曾川本川と支流間におけるコイ科魚類幼魚の移動、日本生態学会大会講演要旨集、162.
- 186) 浦部美佐子・萱場祐一 (2002) : 寄生虫を指標とした魚類の移動状況、土木技術資料、44(10), 56-61.
- 187) Van Winkle, W., Jager, H. I., Rilback, S. F., Holcomb, B. D., Studley, T. K. and Baldrige, J. E. (1998) : Individual-based model of sympatric populations of brown and rainbow trout for instream flow assessment: model description and calibration, *Ecol. Model.*, **110**, 175-207.
- 188) 脇本和昌・垂水共之・田中 豊編 (1984) : パソコン統計解析ハンドブック I 基礎統計編、共立出版、163-166.
- 189) 鷺谷いづみ (1998) : 生態系管理における順応的管理、保全生態学研究、3, 145-166.
- 190) 渡辺勝敏・高橋 洋・北村晃寿・横山良太・北川忠生・武島弘彦・佐藤俊平・山本祥一郎・竹花佑介・向井貴彦・大原健一・井口恵一朗 (2006) : 日本産淡水魚類の分布域形成史：系統地理的アプローチとその展望、魚類学雑誌、53(1), 1-38.
- 191) Williams, G. C. (1957) : Homing behavior of California rocky shore fishes, *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **59**, 249-284.
- 192) 矢田敏晃 (1979) : タモロコの産卵期間と採卵数について、大阪府淡水魚試験場研究報告、5, 1-6.
- 193) 山田智哉 (2007) : 正準相関分析、“杉山高一・藤越康祝・杉浦成昭・国友直人編、統計データ科学事典”、朝倉書店、160-161.
- 194) 山根 猛 (2009) : 琵琶湖におけるフナ類の季節移動、農林水産技術研究ジャーナル、32(8), 27-31.
- 195) 山内繁樹・峰 寛明・金田友紀・横山善勝・藤森康澄・木村暢夫 (2009) : 主成分分析による構造の異なる単位魚礁に蟬集する魚類の魚礁性、水産工学、46, 37-50.
- 196) 山崎正敏・野崎隆夫・藤澤明子・小川 剛 (1996) : 河川の生物学的な水域環境評価基準の設定に関する研究—全国公害研協議会環境生物部会共同研究成果報告—、全国公害研会誌、21(3), 114-145.
- 197) 柳井晴夫・高木廣文 (1986) : 多変量解析ハンドブック、現代数学社、98-108.
- 198) 柳井久江 (2005) : エクセル統計—実用多変量解析編—、オーエムエス出版、101-114.
- 199) 八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆編 (1996a) : 岩波 生物学辞典 第 4 版、450.
- 200) 八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆編 (1996b) : 岩波 生物学辞典 第 4 版、590.
- 201) 米山和良・光永 靖・松田征也・平石智徳・國宗義雄・山根 猛 (2008) : 琵琶湖南湖における超音波テレメトリーを用いたニゴロブナ成魚の行動測定、日本水産学会誌、74, 864-866.
- 202) 吉野秀雄・中 達雄・岩崎和己 (1993) : “白石英彦・中道宏編、農業水利計画のための数理モデルシミュレーション手法”、土地改良技術情報センター、9-47.
- 203) 湯浅卓雄・土肥直樹 (1989) : 岡山県における水田及び水田に類似した一時的な水域で産卵する淡水魚群—アユモドキを中心として—、淡水魚保護、2, 120-125.

正 誤 表

標記刊行物につきまして、下記のとおり訂正をお願いします。

(2013.03)

ページ	訂正箇所	誤	正
134	左側、下から5行目、2文字目。	…参考に、 W または w を1～30(g)の…	w に $-$ を付ける。 …参考に、 W または \overline{w} を1～30(g)の…
136	右側、下から13行目。	…を仮定して(式(14)、(15)、任意の…	閉じ括弧を挿入。 …を仮定して(式(14)、(15))、任意の…